



TITLE:

気象と作物の光合成, 蒸散そして生長に関するシステム生態学的研究(Dissertation\_全文)

AUTHOR(S):

堀江, 武

---

CITATION:

堀江, 武. 気象と作物の光合成, 蒸散そして生長に関するシステム生態学的研究. 京都大学, 1981, 農学博士

ISSUE DATE:

1981-11-24

URL:

<https://doi.org/10.14989/doctor.r4563>

RIGHT:



気象と作物の光合成，蒸散そして生長に関する  
システム生態学的研究

堀 江 武

1981

# 気象と作物の光合成, 蒸散そして生長に関する システム生態学的研究

堀江 武

## Synopsis

With the objectives to develop a model to explain and predict the dynamics in crop growth and weather relationships, measurements, modelings and simulations were made of net photosynthesis ( $P_n$ ) and transpiration ( $E$ ) of rice, sunflower and/or cucumber crops at the levels of the single leaf and the community. The model here proposed gave reasonable explanations and predictions to the environmentally induced variabilities in  $P_n$  and  $E$ , in relation to the gaseous diffusive resistances, canopy structure, LAI, canopy microclimate and the environmental conditions of radiation, air temperature, humidity and wind. Over a 90% of the variabilities in crop canopy photosynthesis, induced by the widely different environments except for soil moisture factor, could be explained by a simplified model in which only the two factors of the radiation and the crop temperature are considered.

Measurements and parametrizations were made of growth and maintenance respirations, partitioning of photosynthates, specific leaf area and developments of sunflower and/or rice crops. The results were integrated into a comprehensive dynamic model for the simulation of sunflower crop growth from weather conditions. The model well explained the vegetative growth of the crop measured under different environments. It was suggested from the sensitivity analyses that the initial inclination angle of the leaf photosynthesis-radiation curve, the conversion factor of photosynthates and the daily radiation give the largest influences to the crop growth, whereas the influence of the leaf inclination angle is small.

目	次
緒 言.....	2
I 個葉の光合成, 蒸散およびガス拡散抵抗に及ぼす気象要素の影響— 水稻, ヒマワリおよびキュウリの 葉について—.....	5
1. はじめに.....	5
2. 葉齢にともなう個葉の光合成能 の変化.....	6
3. 葉面ガス拡散抵抗に及ぼす風速 の影響.....	13
4. 光合成, 蒸散および葉内ガス拡 散抵抗に及ぼす光強度および温 ・湿度の影響.....	18
5. 要約.....	36
II 気象要素の複合影響下の個葉の葉 温, 蒸散および光合成のモデルシ ミュレーション.....	38
1. はじめに.....	38
2. 個葉の葉温, 蒸散および光合成 の成立過程のモデル化.....	38
3. モデルによるシミュレーション の結果.....	42
4. 考察.....	50
5. 要約.....	52
III 日射および群落構造と作物個体群 の光合成.....	53
1. はじめに.....	53
2. 全短波, 直達・散乱短波放射お よび光合成有効放射の相互関係.....	53
3. 葉群の幾何学的構造の測定とそ の定量的表示法.....	58
4. 日射および葉群構造と葉群光合 成の数値計算.....	64
5. 要約.....	74
IV 作物個体群の微気象および光合 成, 蒸散の成立過程のモデル化と	

シミュレーション.....74	験による推定..... 113
1. はじめに.....74	3. ヒマワリ個体群の生長過程のモデル化..... 117
2. モデルの説明.....75	4. モデルによるシミュレーションの結果..... 127
3. 数値解法とパラメータの値.....81	5. 考察..... 136
4. シミュレーション結果および考察.....83	6. 要約..... 138
5. 群落光合成モデルの単純化.....95	VII 総合考察..... 139
6. 要約.....99	1. 個葉の光合成機能..... 139
V 水稻とヒマワリの生長呼吸と維持呼吸..... 100	2. 群落構造および群落微気象と光合成..... 141
1. はじめに..... 100	3. 作物の發育ステージと光合成産物の分配..... 142
2. 生長呼吸と維持呼吸の推定の基本式..... 100	4. 葉面積の生長..... 143
3. 材料および方法..... 101	5. 土壌水分および肥料条件..... 144
4. 生長呼吸と維持呼吸の推定結果..... 102	VIII 本論文の要約と結論..... 145
5. 考察..... 110	引用文献..... 148
6. 要約..... 111	Summary ..... 160
VI 気象とヒマワリ個体群の生長との関係のモデル化とシミュレーション..... 112	付 ヒマワリ個体群の生長モデル(SUNGRS) のプログラムと結果の出力図..... 169
1. はじめに..... 112	
2. 生長に関与するパラメータの実	

## 緒 言

作物収量，特に稲の反収は1950年以降に著しく増大したが，これは主として密植，多肥，短稈化という多収技術に加えて，病虫害防除資材や保護育苗などの生産補助資材やエネルギーの投入によって実現されたものである。それと同時に，1950年から'70年にかけての気象条件は，世界的にもまた国内に限ってもそれ以前の約100年間の気候に比較してきわめて温暖な時期に相当していた(朝倉<sup>6)</sup>，Budyko<sup>20)</sup>)ということも，このような多収技術の展開に有利に作用したと考えられる。今後の気候の長期的な見通しについては，寒冷化，温暖化の両説があって現時点では判然としないが，いずれにしろここ数年来より不安定な時期を迎えつつあり，早魃や冷害等の気象災害が世界的に多発し，作物収量の地域間差や年次変動が拡大しつつあるように思われる。また世界的なエネルギー資源の枯渇傾向によって，農業への補助エネルギーの投入も今後は制約を受けざるを得ないような方向に向いつつある。

このような状況下において，気候資源を有効に活用するような農業生産や作物栽培法の確立が今後ますます重要になってくるものと考えられる。すなわち気候条件に立脚した作物立地や安定多収作期の策定，あるいは作物の生育状態と気象条件を勘案した，効果的な施肥，水管理や施設栽培の環境調節法の確立等である。このような気象利用型の作物生産技術の確立のためには，気象に対する作物の生態反応を解明して，気象と作物の生育・収量との関係を説明，予測できるようにすることが最も必要な研究課題の一つと考えられる。

気象と作物の生育，収量との関係を解明する研究分野は作物気象学と呼ばれ，その研究手法を大別すると，古く大後(1945)<sup>26)</sup>が指摘したように実験的方法，実態調査的方法および統計学的方法に別けられ，現在でもこの三つの方法が作物気象研究の主要な手法と



なっている。実験的方法は人工気象室の利用、遮光、冷水のかけ流しあるいは作期、栽培地を異にするなどの手段を用いて、作物をいろいろな気象条件に遭遇させてそれが作物の生育・収量に及ぼす影響を解析する方法である。この方法はそもそも気象が作物の生育・収量あるいは収量構成要素に及ぼす影響を解析する<sup>1), 86), 186), 187), 189), 190), 217), 219), 274)</sup>といった作物学的色彩の濃いものであった。しかし、近年になって気象要素と光合成<sup>120), 162), 164), 165), 218), 264)</sup>、蒸発散<sup>27), 114), 207), 244), 263)</sup>、養分吸収<sup>275)</sup>あるいは形態形成<sup>12), 150), 168), 262)</sup>といった生理学的色彩の強い研究の比重が高まりつつある。これはより基本的、本質的なものを求めて学問が深化、細分化していく一つの現れとみることができる。この実験的な方法は作物気象研究法の最も基本的なものであるが、つぎの二つの問題点を有している。その一つは、実験のみに基づいて得られた作物気象の研究結果を一般化ないしは普遍化することは容易でなく、また実験結果を直接的に実際栽培の作物に適用して気象からの生長・収量予測を行うことは困難であるということである。実験的な作物気象研究法のもつもう一つの問題点は、それが生理的な場面にまで立入るほどに研究の深化、細分化がなされてきたところにある。このように深化、細分化が行なわれた結果として、気象と作物の生育・収量との関係を説明・予測するという作物気象本来の研究目的とのつながりが乏しくなってきたように思われる。

統計学的な作物気象の研究方法は、気象データと実際栽培ないしはそれに近いような条件下で得られた作物の生育・収量に関するデータを用いて、気象と作物の生育・収量との関係を定量的に説明・予測するような重回帰式などを導き出す方法である。この方法の最大の利点は気象と作物の生育・収量との関係が定量的に表わされるところにあり、近代統計学の発展とともに種々の作物について様々なモデルが世界各国で開発されてきたが、<sup>26), 223), 224), 253), 261)</sup>この方法にはつぎのような限界ないしは問題点がある。その一つは、統計学的方法によって導かれた気象と作物の生育・収量との関係の予測式は、その式を導くために使用されたデータの範囲を越えて用いることはできないということである。すなわち重回帰式の各係数は気象以外の要因、例えば品種、作型、作期あるいは栽培法によって大きく左右され、それらが変わるとその都度多年月に渡る膨大なデータを用いて決定し直さなければならない宿命にある。このような気象以外の要因の影響を除去するために、より作物の生理・生態に根ざした気象と作物の収量との関係の統計モデルがいくつか提出されている。<sup>54), 62), 118), 163), 205)</sup>しかしこのような方法によっても、時間軸を考慮した作物の生長、すなわち生長の動態（ダイナミックス）を気象条件との関連で説明、予測することはきわめて困難である。真に有効なモデルとは、作物の生長の各時点での生長状態とそれ以後の生長の見通しが得られ、栽培管理に必要な情報が与えられるようなものである必要があるが、このような目的に対して統計学的なモデルには自づと限界が存在するように思われる。

作物気象の第3の研究方法である実態調査的方法は、作物が実際に栽培されている状況を観察、調査し、何故にその作物がその地方にそのような方法で栽培されているかを気象学、栽培学的立場から究明する、<sup>56), 57)</sup>方法である。この方法は気象と作物生産にかかわる新たな問題点の発掘等において有効であるが、そのようにして得られた問題点の科学的な解析には十分な実験的研究の裏づけを必要とするように思われる。

本研究は、以上に述べられたようなこれまでの作物気象研究法の問題点を克服すること

を意図として、気象と作物の生長との関係に關与する生理学的、生態学的あるいは物理学的な諸過程に基づいて、モデル化とシミュレーションというシステム生態学的手法<sup>199),265),266)</sup>を導入して、新しい作物気象の研究法を展開しようとするものである。すなわち、作物の生長の最も基本的な過程である物質生産に着目し、個葉の光合成機能から個体群の物質生産を経て生長にいたるまでの間に介在する、生理・生態学的および物理学的な諸過程と気象要素との関係を実験的に解析し、さらにそれらをモデル的に体系化、総合化して積上げて、気象の経過から作物の生長の動態を定量的に説明、予測できるようなモデルを導くことを究極的な目標とするものである。

本論文は以上のような立場に立って、つぎのような点を明確にすることを目的として書かれたものである。

(1) 作物の個葉の光合成、蒸散作用に及ぼす気象要素の影響を実験的に明らかにする。このような実験結果に基づいて、作物の個葉の光合成、蒸散作用の気象環境に対する多様な反応現象を論理的に説明し得るようなモデルを導く(第I章と第II章)。

(2) 作物個体群の微気象および光合成、蒸散作用を、個葉の生理機能、群落の幾何学的構造と繁茂度および外部の気象条件との関連で明らかにする。さらに気象条件に対する作物個体群の多様な光合成、蒸散反応を、以上の要因との関係で、論理的に説明し得るようなモデルを導く(第III章と第IV章)。

(3) 水稻とヒマワリについて、呼吸を生長(構成)呼吸と維持呼吸<sup>153),175),227),266)</sup>に分離して、それらの大きさを実験的に評価する(第V章)。

(4) 気象と作物の生長との関係に關与する、物質生産を中心とする生理・生態学的および物理学的諸過程についての本実験の結果とこれまでの知見をモデル化して積上げて、気象の経過からヒマワリ個体群の生長の動態を説明・予測するようなモデルを導く。このモデルによって実際のヒマワリの生長と気象との関係がどの程度説明できるかを明らかにする。さらに、このモデルを発展させて、気象の経過から作物の生長および収量の動態予測が幅広い気象範囲において実用上満足できる精度で行なえるようにするために、今後なされなければならない研究上の問題点を明確にする(第VI章と総合考察)。

本研究は1965年より今日にいたる間に、農林水産省の農業技術研究所・物理統計部・気象科・物理第一研究室において行なわれたものである。本研究が続行できたのは歴代の研究室長である小沢行雄(現野菜試験場施設栽培部長)、谷信輝(現気象科長)および内嶋善兵衛(現研究室長)の各博士の理解と指導によるところが大きく、特に内嶋現研究室長には多年月わたって教示、鞭達そして批判を継続して受け、また本論文のとりまとめにあたって貴重な助言を受けた。また部長の久保祐雄博士からもとりまとめの助言を頂いた。ここに、これらの方々から心から謝意を表するものである。

本研究の最終的なとりまとめは、京都大学農学部で栗原浩教授の指導のもとに行なわれたものである。同教授より受けた御懇篤なる助言と御指導に対して厚く御礼申し上げる。

本研究続行中には農技研生理第2科の宇田川武俊博士(現調査科実態調査研究室長)および気象科の磯部誠之技官をはじめ、職場の先輩、同僚諸氏より様々な援助と教示を受けた。またオランダ農科大学の理論生産生態学科のC. T. de Wit教授からはシステム生態学的手法を教示頂いた。さらに京都大学農学部の長谷川浩名誉教授および森脇勉助教授からも助言と激励を頂いた。ここにこれらの方々から心から感謝の意を表するものである。

本研究の一部は文部省の特定研究、国際生物事業計画の一環として行なわれたものである。研究会を主催し種々の御指導と援助を頂いた、東京大学理学部の門司正三名誉教授および佐伯敏郎教授に感謝申し上げる。

## I 個葉の光合成、蒸散およびガス拡散抵抗に及ぼす気象要素の影響

——水稻、ヒマワリおよびキュウリの葉について——

### 1. はじめに

光合成反応は植物の生長および発育の基質となる物質が生産される過程であって、生命の維持のための最も基本的な反応である。光合成についての先駆的な研究は Priestley (1771) のロウソクの炎の実験に始まるといわれているが、<sup>151)</sup> その後今世紀に入って Hill らによる光化学反応の発見、Calvin らによる炭酸還元回路の解明そして Hatch and Slack (1966)<sup>61)</sup> による  $C_4$  ジカルボン酸回路の発見等の輝かしい画期的な研究が相つぎ、光合成の生化学的機構はかなり解明されてきた。またこのような光合成に関する生理・生化学的な知見を栽培学にとり入れて、作物栽培に役立たしめようとする研究も活発に行なわれてきている。<sup>99), 120), 131), 136), 162), 164), 214), 220), 225), 226), 229)</sup> しかし栽培学の対象となる個体群、個体あるいは個体に着生する個葉の光合成の環境に対する反応は多様であり、その反応を環境条件との関連で説明・予測することは、光合成に関する生化学的研究が進んだ今日においてもきわめて困難である。

本研究は、作物の生長の最も基本的な過程である光合成に着目し、それに関する生理・生態的な知見あるいは実験データを積上げて、気象と作物の生長との関係を説明、予測するようなモデルを開発することに終極的な目的を置いている。本章はその出発点として、まず個葉の光合成、蒸散作用に及ぼす気象要素の影響を実験的に明らかにしようとするものである。作物の個葉の光合成速度と光強度<sup>8), 14), 41), 64), 97), 121), 132), 133), 164), 247)</sup>、光質<sup>46), 87)</sup>、<sup>142)</sup>、気温<sup>44), 45), 133), 164), 165), 189)</sup>、湿度<sup>10), 133), 193), 195), 234), 270)</sup>、風速<sup>269), 271)</sup>、二酸化炭素濃度<sup>2), 44), 52), 161), 250)</sup>、土壌水分<sup>18), 166), 244), 263)</sup>、あるいは地下部温度<sup>9), 80)</sup>等の気象要素との関係の実験的研究は活発に行なわれてきている。しかしながらこれらの研究結果を通覧したところでは、ある特定の作物に着目してその物質生産と気象との関係のモデル化に必要な一貫したデータが蓄積されているとはいえない。このことに加えて、後で論議されるように、研究者間で幾分くい違った結果が報告されていることも明らかになった。

以上のことから、圃場での作物の物質生産と気象との関係のモデル化に必要な基礎データを得る目的で、水稻、キュウリおよびヒマワリの個葉の光合成、蒸散作用に及ぼす気象要素の影響を実験的に調べた。このような目的で個葉の光合成、蒸散機能と気象要素との関係をとらえる場合、Gaastra (1959)<sup>44)</sup> および Holmgren ら (1965)<sup>70)</sup> によって提案された、電気回路のオームの法則に類似の拡散抵抗の概念を用いると、作物群落内の物質やエネルギーの交換問題にも容易に拡張することができると考えられる。すなわち光合成反応を葉の周辺空気と光合成反応を行なっているクロロプラストの間の二酸化炭素（以下  $CO_2$  と表わす）の輸送としてつぎのように表わす。

$$P_n = \frac{C_a - \Gamma}{0.5(r_a + r_s) + r_M}$$

ここで  $P_n$  は単位時間、単位葉面積あたりの  $CO_2$  の吸収速度、 $C_a$  は周辺空気の  $CO_2$  濃

度、 $\Gamma$ は光合成の  $\text{CO}_2$  補償点、そして  $r_a, r_s, r_M$  はそれぞれ葉面境界層、気孔および葉肉の  $\text{CO}_2$  の拡散抵抗 ( $\text{sec cm}^{-1}$ ) である。

本章ではまず個葉の光合成能力に及ぼす葉齢の影響が調べられ、気象要素と各作物個葉の光合成、蒸散機能との関係の測定にはどのような葉を対象にしたらいかがが検討される。つぎに各作物の個葉の光合成、蒸散に関与する各拡散抵抗  $r_a, r_s, r_M$  に及ぼす風速、光強度および温・湿度の影響が調べられる。

## 2. 葉齢にともなう個葉の光合成能の変化

光合成、蒸散はともに生きた葉による生理反応であることから、葉齢によって大きく変化することが知られている。<sup>55), 72), 164), 203), 225)</sup> 本節では葉の光合成能に着目し、それが葉齢とともにどのような変化パターンを示し、またそのパターンが環境条件にどのように影響されるかが調べられる。さらに群落光合成との関連で個葉の光合成特性を測定する場合、どのような発育ステージの葉を対象にしたらいかがが検討される。

### 2.1 材料および方法

#### a. 実験材料と栽培方法

水稻の葉の葉齢と光合成能に関してはすでに村田 (1961)<sup>164)</sup> によって報告されており、また水稻の場合ガス拡散抵抗は数枚の活動中心葉を同時に測定してその平均値を求めることが可能である (第4節)。このためここではキュウリ (品種: 黄金半促成) とヒマワリ (品種: ロシア種) についてのみ葉齢と光合成能の関係を調べた。各作物の栽培条件の概要はつぎのようであった。

**ヒマワリ:** 群落条件下における個葉の光合成能の推移の測定に用いられたヒマワリは1967年と'68年に東京西ヶ原の圃場に栽培したものである。

1967年の場合、5月16日に畝間、株間ともに45 cmの間隔に3粒播種し、発芽後に間引いて1本立とした。1968年のヒマワリは5月25日に前年度同様に播種した。両年とも肥料条件は同一で、 $\text{N}, \text{P}_2\text{O}_5, \text{K}_2\text{O}$  をそれぞれ10, 9.35, 9.35 kg/10 a と堆肥約500 kg/10 a を元肥として施した。ヒマワリは適宜必要な灌水を行なって水分欠乏をきたさないように育成した。両年とも圃場中央部に位置する20個体を選び、各々の個体の各葉の展開日を2～3日間隔で調査し、ヒマワリのいろいろな生育時期にこのようにして葉齢の分っている葉を切断採取して実験室に持込み、光合成の測定に供した。

孤立個体に着生する個葉の光合成能の推移の測定は1978年にポット栽培されたヒマワリについて行なった。人工光型のグロースキャビネットで育苗したヒマワリの3葉苗は、11月中旬に1/2000 a のポットに1個体ずつ移植して、以後自然光型のグロースキャビネット内で育成した。1ポットあたりの施肥量は  $\text{N}, \text{P}_2\text{O}_5, \text{K}_2\text{O}$  各1 g に堆肥約100 g であった。ヒマワリ育成時の環境条件は日長14時間、昼夜温それぞれ25, 20°C そして湿度約80% であった。ヒマワリはポット間の距離を1 m 以上離して相互遮蔽ができるだけ小さくなるように育てた。各個体とも3～4日間隔で葉の展開日調査を行なって、光合成の測定はこのようにして葉齢の分っている葉を着生葉のままで供した。

**キュウリ:** 埼玉県園芸試験場より供与を受けた、1976年3月10日播種の3葉苗は、4月5日に前項のヒマワリと同様に施肥されたポットに、1ポットあたり1本の密度で移植した。ポット苗はキュウリ栽培用のビニールハウス (無加温) に持込んで、キュウリ畝上の

株間に置き，ハウス栽培のキュウリと同様な環境下で育成した。あらかじめヒマワリと同様に葉の展開日を調査しておいた個体を，約5日間隔でポットごと実験室に搬入して，数枚の葉を対象に約2カ月間にわたって葉の光合成能の推移を追跡測定した。

#### b. 光合成速度の測定方法

個葉の光合成速度の測定は同化箱法 ( $\text{CO}_2$  吸収量測定法)<sup>98)</sup> によって行なった。その装置は1.1図に示すように，温・湿度および風速（通気量）が任意に制御された条件下で，測定葉を封入した同化箱の入口と出口の  $\text{CO}_2$  濃度差を測定し，それに通気量を乗じて光合成速度をもとめるようになっている。同化箱 (AC) は温度制御可能の水槽 (WB) の中にセットされており，その前面は水槽外壁面に一致し，作物葉はその面より同化箱に封入できるようになっている。同化箱に導く空気は建屋の屋上より導入したものであるが，それはまず温湯水槽中の加湿瓶 (HF) に導き，つぎに水温制御可能の水槽の中に設置された結露器 (CT) を通って同化箱に導かれる。同化箱内の気温は水槽 (WB) の水温を制御することによって間接的になされるが，WB と結露器 (CT) の温度差を調節することによって同化箱内の湿度も制御できる。第4節の  $\text{CO}_2$  濃度の影響の測定実験を除いては，同化箱に導く空気の  $\text{CO}_2$  濃度の制御は特に行なわなかったが，それは測定全期間を通じてほぼ一定の約330 ppm であった。

同化箱内の作物葉は500 W 1灯と300 W 2灯の白熱電球 (L) で照射されるが，ランプからの熱線は厚さ5 cmの水フィルター (WF) でとり除かれた。同化箱内の光強度はランプの点灯個数と，ランプと同化箱との距離を変えることによって制御された。この場合，

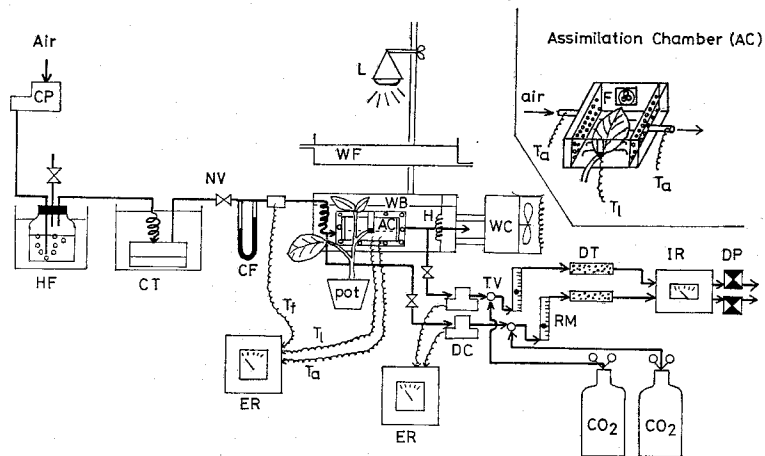


Fig. 1.1. Schematic illustration of a setup for the simultaneous measurements of leaf photosynthesis and transpiration under controlled environments (Horie<sup>79)</sup>). Notations are: AC, leaf chamber; CF, capillary type flow-meter; CP, compressor; CT, condensation thermo-bath; DC, dew point hygrometer; DP, diaphragm pump; DT, dehydration tube; ER, electric recorder; F, fun; H, water heater; HF, humidifier; IR, infrared  $\text{CO}_2$  analyser; L, incandescent lamp; NV, needle valve; RM, rotermeter type flow-meter;  $T_a$ , air temperature in chamber;  $T_l$ , leaf temperature; TV, three-way valve; WB, water bath; WC, water cooler; WF, water filter.

全短波放射中に占める光合成有効放射の割合は、実験に供した光強度の全範囲を通じて一定の43%であった。

同化箱の通気入口、出口の  $\text{CO}_2$  濃度差の測定には差分型の赤外線  $\text{CO}_2$  分析計 (Beckman IR 315あるいはIR 865型) を、入口の  $\text{CO}_2$  濃度の絶対値の測定には絶対値型の分析計 (Beckman IR 215あるいはIR 864型) をそれぞれ用いた。通気量の測定は毛管抵抗式マノメータ (CF) によって行なった。1.1図の装置は光合成と同時に蒸散速度も測定できるように作られているが、これについては第4節で説明する。

前項で説明したキュウリとヒマワリについて、葉齢の種々に異なる葉を同化箱に封入して光合成速度を測定した。この場合、ポット植の作物については着生葉のままで、圃場栽培の場合には切断葉について測定を行なった。切断葉についての光合成の測定は伊藤 (1965)<sup>96)</sup> の方法によって、ガラス瓶で給水しながら行なった。いずれの測定においても測定葉を同化箱に封入した後に光強度  $0.2 \sim 0.4 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$  の予備照射を約1時間行なってから本測定に入った。光合成速度は気温  $30^\circ\text{C}$ 、相対湿度80%以上そして  $\text{CO}_2$  濃度約330 ppmの条件下で、光強度を種々に変化させて測定した。

測定終了後、葉面積をグラフ用紙 (着生葉) あるいは葉面積計 (切断葉) によって測定し、光合成速度は単位葉面積あたりの単位時間の  $\text{CO}_2$  吸収速度として表わされた。なお本論文では、光合成速度は特に注記しないかぎりすべて暗呼吸の補正を行なわないみかけ (net) の値を示している。

## 2.2 結果および考察

圃場栽培のヒマワリの栄養生長中期に群落内のいろいろな高さから切断採取した、葉位を異にする個葉の光一光合成曲線の測定結果が1.2図に示されている。図より明らかなように、葉の光一光合成曲線は群落内の葉の着生する位置あるいは葉齢によって著しく異なっていることが認められる。とくに光合成の光飽和値において葉位もしくは葉齢による差が顕著にみられるが、全短波放射強度  $0.2 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$  程度の弱光域では群落内の葉の着生位置による光合成速度の差異は、ほとんど無いあるいはごくわずかである。同様のことはキュウリの葉においてもみられた。

光合成速度の光飽和値は作物の種、環境条件あるいは葉齢によって大きく異なるのに対し、弱光域での光合成速度にはほとんど差がない (Hesketh,<sup>63)</sup> Gastra<sup>45)</sup>) か、あるいは日陰に生育した陰葉の方が陽葉よりも幾分高くなる (Björkman and Holmgren<sup>14)</sup> Björkman<sup>13)</sup>、玖村<sup>123)</sup>) ことがいろいろな植物について観察されている。本実験の結果もこのような一般的事実に一致することがわかった。以上のことから葉齢にともなう葉の光合成能の推移をとらえる指標として、葉の光合成の光飽和値に着目するのが最も妥当と考えられる。そこで光合成の適温 ( $30^\circ\text{C}$ ) 下において、後節で示されるような低湿度による気孔の閉鎖が生じないような高湿度 (80%以上) 条件下でしかも  $\text{CO}_2$  濃度が約330 ppmのときの光合成速度の光飽和値をもって、葉の光合成能と定義した。

1.3図には、着蕾期のヒマワリ圃場からいろいろな葉位の葉を切断採取してきて求めた葉の展開後日数と光合成能との関係が示されている。群落条件下におけるヒマワリの個葉の光合成能は、展開後約10日で最高値に達し20日目ごろまではほぼ最高値を持続した後次第に低下して、35日目ごろの葉が枯死する直前にゼロになった。この傾向はヒマワリの葉で同様な測定を行なった Hiroi and Monsi (1966)<sup>66)</sup> の結果とも一致する。

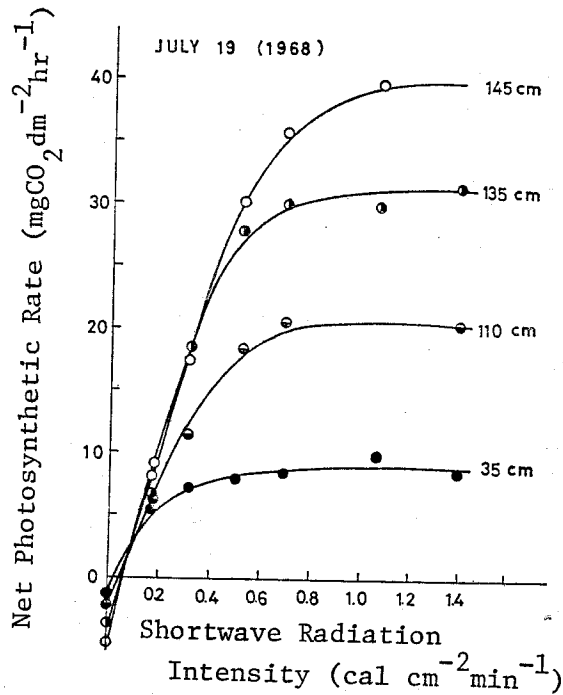


Fig. 1.2. Photosynthesis-radiation response curves of sunflower leaves growing at different height (cm) in a canopy (Horie and Udagawa<sup>75</sup>). Numerals in the figure denote the height in cm.

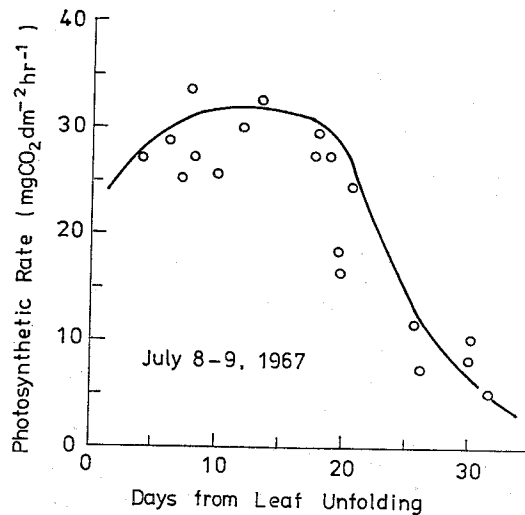


Fig. 1.3. Relation between photosynthetic capability and leaf age for leaves from a sunflower canopy (Horie and Udagawa<sup>75</sup>). Photosynthetic capability is defined as net photosynthetic rate at saturating radiation level, air temperature 30 °C, relative humidity above 80% and CO<sub>2</sub> concentration 330 ppm.

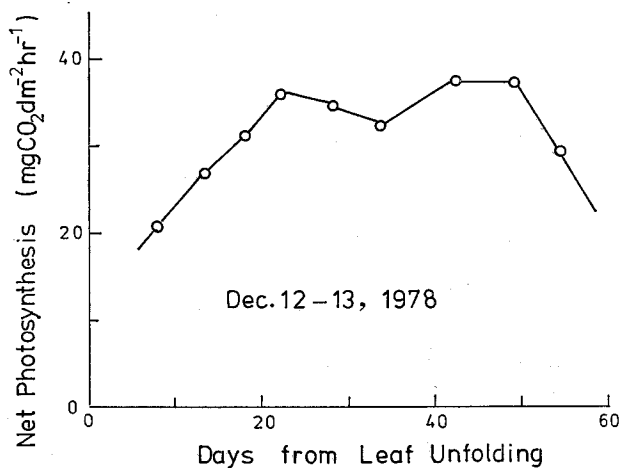


Fig. 1.4. Relation between photosynthetic capability and leaf age for sunflower leaves from a potted single plant.

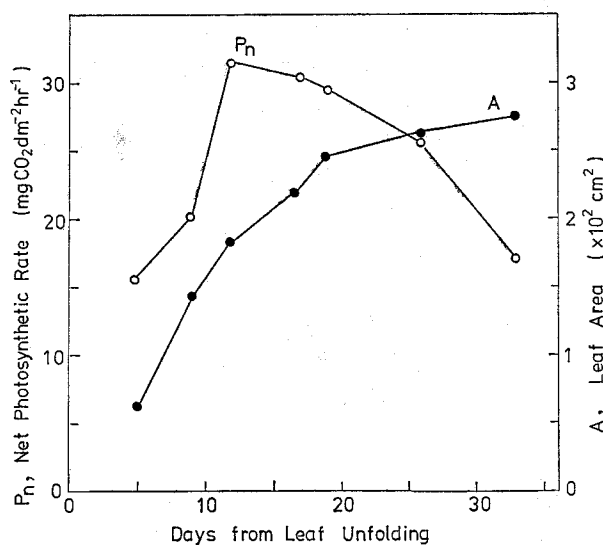


Fig. 1.5. Changes in photosynthetic capability and leaf area with leaf age for the 8th leaf of a potted cucumber plant.

群落条件下では葉は葉齢が進むにつれて群落下層へと位置が変化し、日陰での生活を余儀なくされる。このために 1.3 図に示した葉の光合成能の推移には、葉齢のみならず葉をとりまく微気象環境条件の影響も加味されているものと考えられる。一方人工気象室内で孤立個体に近いような条件下でポット栽培したヒマワリ個体の各葉の光合成能と葉の展開後日数との関係は 1.4 図に示すようであった。孤立個体として栽培されたときの葉の光合成能の推移は群落の場合と著しく異なっており、展開後約 20 日目に光合成能が最高値に達し、以後若干の変動がみられるものの 50 日目ごろまで最高値を持続した後、葉の老化と



もに光合成が次第に低下することがわかった。

以上のようにヒマワリの孤立個体と群落では葉が最高値に近い光合成能を持続する期間に2倍以上の違いがみられるが，これは主として群落下での葉の相互遮蔽による日射不足が葉の老化を速めているものと考えられる。また1.4図において，ポット植の孤立個体の場合，葉の展開後光合成能の最高値に達するまでの期間が1.3図の群落の場合よりもかなり長いことがみとめられる。これは圃場栽培のヒマワリが夏期に栽培されたものであるのに対し，ポット栽培のそれは冬期に人工気象室内で育成されたものであって，日射および最高気温が低く，そのために葉が成熟するまでの期間が長くなったものと考えられる。

キュウリの第8葉について調べた葉の展開後日数の経過にともなう葉面積と光合成能の変化は1.5図に示すようであった。キュウリ葉の光合成能は展開後約10日目ごろの，葉面積が最大値に達する以前に最高値に達することがわかった。多くの測定データについて検討したところ，キュウリの場合葉面積が最終値の70～80%に達する時期に光合成能が最高値に達することがわかった。葉面積生長と光合成能の推移の関係は多くの作物について調べられており，エンドウ (Smillie<sup>203</sup>) やカンショ (津野・藤瀬<sup>235</sup>) のように葉が完全展開する以前に光合成能が最高値に達するもの，水稻 (村田<sup>164</sup>)，オオムギ (Thorne<sup>226</sup>) およびシソ (Hardwick et al.<sup>55</sup>) のようにほぼ完全展開時に最高値に達するもの，そしてトールフェスク (Jewiss and Woledge<sup>109</sup>) のように完全展開後しばらくして最高値に達するものが知られている。本実験のキュウリの葉の場合，Hopkinson (1964)<sup>72</sup>の結果と一致して，葉面積が最大値に達する以前に光合成能が最高値に達することが確認された。

1.6図には，特定葉に着目してその光合成能の推移を生育を追って追跡測定して得た結果と，生育のある時期に同一個体の主茎上の葉位の異なる葉の光合成を測定して得た，キュウリの葉の葉齢と光合成能との関係が重ね合わせて示されている。この場合でもキュウリの葉の光合成能は展開後約10日目ごろに最高値に達し，この状態を30日目ごろまで持続

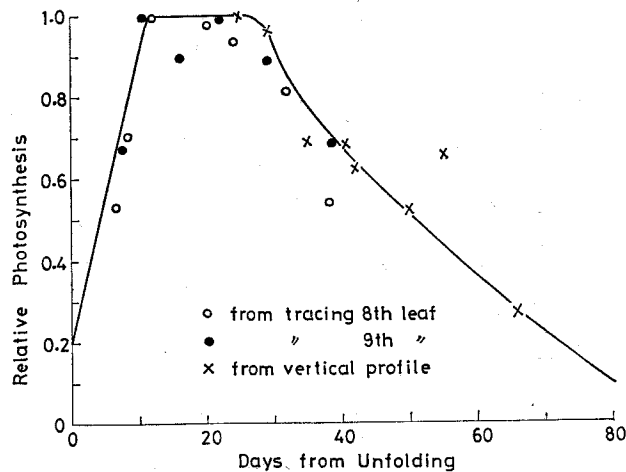


Fig. 1.6. Relation between photosynthetic capability and leaf age for cucumber leaves of potted plants (Horie<sup>78</sup>). The photosynthetic capability is presented as relative value to the maximum.

した後ゆるやかに減少して80日目ごろの枯死する時期にゼロになることがみられた。

以上に示されたことから、葉齢（葉の展開後日数）に伴う葉の光合成能の推移は、ヒマワリ、キュウリを問わず、つぎのような一般的変化パターンを示すとみなされる。すなわち展開直後の葉の光合成能は非常に低いですがそれは葉の成長とともに急激に高まって葉面積が最大値に達する時期前後に最高値に達し、しばらくその状態を持続した後に葉の老化とともにゆるやかに減少して枯死直前にゼロとなる。しかし展開から光合成能の最高値に達するまでの期間および最高光合成能の持続期間は葉の生育する環境条件によって大きく異なる。

日射、温度などの環境条件が作物の葉の光合成能の葉齢にともなう変化パターンにどのように影響を及ぼすかをより詳細に解析することは、単に生理学のみならず栽培学的にみても重要な問題であるが、ここではこれ以上立入らない。しかし第Ⅲ章以降で問題とされる作物個体群の物質生産を考える場合、以上に示されたような個葉の光合成能の推移の問題をどのように取り扱うべきかについて若干の検討を行うことにする。

作物の個体群レベルでの物質生産を群落の微気象との関連で解析する場合、群落内で葉の光合成能が葉面積指数との関係においてどのように分布しているかが重要である。1.7図に、開花期直前のヒマワリ群落内における葉の光合成能と、群落上面から下方に向けての積算葉面積指数として定義される葉面積深さ  $F$  との関係が示されている。同図において葉面積深さがゼロの層付近、すなわち群落最上層は展開後間もない光合成能の低い葉が占めているが、このような葉は面積が小さく群落全体の光合成能にはほとんど影響を及ぼさない。 $F$  が1.5付近すなわち群落全体の葉面積指数の上方約半分までの葉層は、葉発育過程において光合成能が最高値に達する時期前後の葉が占めている。一方群落の下半分の葉層では  $F$  の増加につれて光合成能が顕著に低下することがみられる。

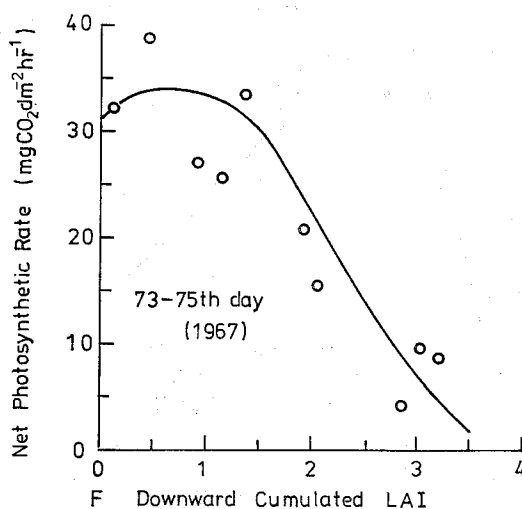


Fig. 1.7. Distribution of leaf photosynthetic capability with respect to downward cumulated leaf area index in a sunflower canopy (Horie and Udagawa<sup>75)</sup>). The numeral in the figure is time of measurement in days from sowing.

1.7 図に示されているような葉の光合成能の群落内分布が，群落微気象との関連で群落全体の光合成にどのように関わっているかについて考察をすすめる。作物群落内の微気象環境との関連における個体群の光合成は本論文の第Ⅳ章でモデル的に検討するが，そのようなモデルによって評価したヒマワリ個体群の光合成が 4.5 図に示されている。図より群落全体の光合成の 90% 以上が群落の全葉面積の上方約半分の葉層によって行なわれていることがわかる。4.5 図に示されているモデル計算の結果は，葉の光合成能は群落全層を通じて一定とし，しかも群落上の日射強度が  $1.4 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$  と高く，かつ群落下層まで日射がよく透入するような高い太陽高度 ( $70^\circ$ ) であって，群落下層葉が光合成において有利になるような場合についてなされたものである。日射が弱かったりあるいは太陽高度が低いと，下層葉の群落全体の光合成に果たす役割はさらに小さくなる。このように群落条件下では，下層葉の光合成はその光合成能よりも葉の相互遮蔽による光エネルギーの供給量によって制限されている。4.5 図に示されているモデル計算のこのような結果と 1.7 図の光合成能の分布図とから，つぎのような結論が得られた。すなわち，ヒマワリのように水平に近い葉からなる個体群全体の光合成のほとんどが葉発育過程において光合成能が最高値に達する時期前後のいわゆる活動中心葉によって担われている。

以上のように群落条件下では下層葉の光合成は光エネルギーの供給によって律速されているということと，すでに述べたように，群落条件下で栽培されたヒマワリでは孤立個体の場合よりも葉齢の進行にともなう光合成能の低下が著しく早いということを合わせて考えると，つぎのような仮説に到達する。すなわち，群落条件下では葉齢が進むにつれて上位葉による光遮蔽が大きくなって，そのために葉の光合成機能を維持するに足る光合成が行なわれなくなり，遺伝的に付与されている潜在的な能力を全うする以前に光合成能の低下をきたし，ついには枯死にいたる。つまり 1.7 図に示されている葉の光合成能の分布図は実際の光合成活動の結果として生じた分布であって，その分布が個体群の光合成を規制するものではないという仮説である。この仮説が成立するための前提条件として，群落内の下位葉は上位の活発に光合成を行なっている葉から光合成産物の供給を受けないことが必要である。Eastin (1970)<sup>31)</sup>，森脇 (1971)<sup>160)</sup> および Satoh (1974)<sup>161)</sup> らの  $\text{C}^{14}$  を用いた実験結果では，下位葉は上位葉から同化産物の供給をほとんど受けないことが示されている。

水稻群落のように直立に近い葉からなる群落では，水平葉型群落のように若い葉と古い葉を明確な葉層として区分できない。また日射も下層までよく透入することからヒマワリ群落の場合のように単純ではないが，4.4 図に示されている水稻群落についての光合成のシミュレーション結果から，上に述べられた原則は成立しているものと考えられる。

以上のような仮説の下に，群落光合成との関連で個葉の光合成特性を調べる次節以降の研究では，葉発育過程において光合成能が最高値に達する時期前後の活動中心葉を対象にして測定を行なうことにした。このような仮説が実際の作物の生長に照らして妥当なものであるか否かについては，本論文の第Ⅵ章で検討される。

### 3. 葉面ガス拡散抵抗に及ぼす風速の影響

作物葉の光合成，蒸散などの物質とエネルギーの交換過程は，葉内の生理反応のみならず，葉面上に形成される境界層による物理的な拡散抵抗によっても影響されることが，熱

伝達理論からの類推および Rashke (1956)<sup>178)</sup>, Gaastra (1959)<sup>44)</sup>, Drake (1970)<sup>29)</sup>, 長谷場 (1977)<sup>59)</sup>, 矢吹・原菌 (1978)<sup>271)</sup>らによって実験的に調べられている。この葉面境界層の抵抗は葉の形状と風速によって決まるものである。本節では本研究の対象作物である水稻, ヒマワリおよびキュウリの葉の境界層の抵抗がどの程度の大きさであり, またそれが風速によってどのように影響されるかを実験的に調べる。

### 3.1 材料および方法

葉面境界層の水蒸気的全拡散抵抗  $r_a$  は Thom (1968)<sup>221)</sup>の方法によって測定された。すなわち小型風洞内において吸取紙で作成した模型葉からの蒸発速度を重量法で測定し, 同時に風洞内気流の水蒸気圧力  $e_a$  と蒸発面温度  $T_s$  も測定して, つぎの式から  $r_a$  ( $\text{sec cm}^{-1}$ ) を求めた。

$$r_a = \frac{2 \times 2.17 \times 10^{-4} \{e_s(T_s) - e_a\}}{(273 + T)E} \quad (1.1)$$

ただし  $E$  はモデル葉からの蒸発速度 ( $\text{g cm}^{-2} \text{sec}^{-1}$ ),  $T$  は蒸発面と空気の平均温度 ( $^{\circ}\text{C}$ ) そして  $e_s(T_s)$  は蒸発面温度  $T_s$  での飽和水蒸気圧力 (mb) である。また  $r_a$  は葉の片面についての値である。

(1.1) 式で与えられる  $r_a$  は強制対流による抵抗  $r_{ao}$  と自由対流による抵抗  $r_{ar}$  の両者を含むものである。モデル葉面の境界層の  $r_a$  はこの  $r_{ar}$  と  $r_{ao}$  の並列抵抗和であるとみなして (長谷場<sup>58)</sup>), 強制対流のみによる葉面境界層の拡散抵抗  $r_{ao}$  はつぎのようにして求められた。

$$\frac{1}{r_{ao}} = \frac{1}{r_a} - \frac{1}{r_{ar}} \quad (1.2)$$

モデル葉面境界層の自由対流による抵抗  $r_{ar}$  は平板についての理論式に武智 (1968)<sup>210)</sup> および Monteith (1973)<sup>159)</sup> のグラスホッフ数の経験定数を用いて,

$$r_{ar} = 2.63(d/\Delta T_v)^{1/4} \quad (1.3)$$

によって評価した。ただし  $d$  はモデル葉の代表長 (cm),  $\Delta T_v$  はモデル葉面と空気の仮温度 (virtual temperature) の差である。

モデル葉は水稻 (日本晴), キュウリ (黄金半促成) およびヒマワリ (ロシア種) の中程度に生長した葉をアルミ箔と吸取紙で複製して作成した。すなわち厚さ 0.2 mm のアルミ箔を芯にしてその両面に吸取紙を張り付けて, 実際の葉と同形同大の模型葉を作成した。各モデル葉の長さや面積はそれぞれつぎのようであった。ヒマワリ葉, 長さ 16.2 cm, 面積 199  $\text{cm}^2$ ; キュウリ葉, 13.0 cm, 182  $\text{cm}^2$ ; 水稻葉, 19.0 cm, 17  $\text{cm}^2$ 。

モデル葉の蒸発面温度の測定は, 直径 0.1 mm の銅—コンスタンタン熱電対をよく水に浸したモデル葉面に張り付けその上を湿った吸取紙小片で押しつけて行なった。この場合 3 対の熱電対を葉の中央部, 周辺部および先端部に張り付けて, それらの平均値をもって平均蒸発面温度とした。風洞内気流の気温と湿度は熱電対と露点湿度計 (EG&G, Model 880) でそれぞれ測定した。また風速は熱線風速計 (Kanomax) で測定した。

境界層抵抗の測定はいずれのモデル葉とも, 蒸発面が気流に平行になるように風洞内にセットして行なった。この場合ヒマワリ, キュウリの葉はともに中肋が気流方向に直角にセットしたが, 水稻の葉については中肋が気流に直角な場合と平行な場合の両者について測定した。測定は 0.2~4.0  $\text{m sec}^{-1}$  の風速範囲内の種々に異なる風速条件下で行なった。

が，同一風速条件下での測定を2～3回反復した。

### 3.2 結果および考察

キュウリとヒマワリのモデル葉について測定した葉面境界層の水蒸気的全拡散抵抗， $r_a$  および強制対流のみによる拡散抵抗  $r_{ao}$  と風速  $u$  との関係が1.8図に示されている。同図はすべて風が葉の横方向，すなわち中肋に直角な方向から吹いている場合についての測定結果である。また1.9図には水稻のモデル葉についての， $r_a$  および  $r_{ao}$  と風速との関係の測定結果が，風向が中肋に平行な場合と中肋に直角な場合について示されている。いずれの葉のいずれの場合ともモデル葉面の境界層の水蒸気拡散抵抗は風速が増すにつれ著しく減少した。

1.8および1.9図に引かれている直線は，風速に対してマイナス1/2乗の傾きをもち，かつ各測定点の中央を通るように引かれた回帰直線である。風速  $4 \text{ m sec}^{-1}$  付近の強風域あるいは  $0.2 \text{ m sec}^{-1}$  付近の弱風域で，条件によっては回帰直線からはずれる測定点が存在

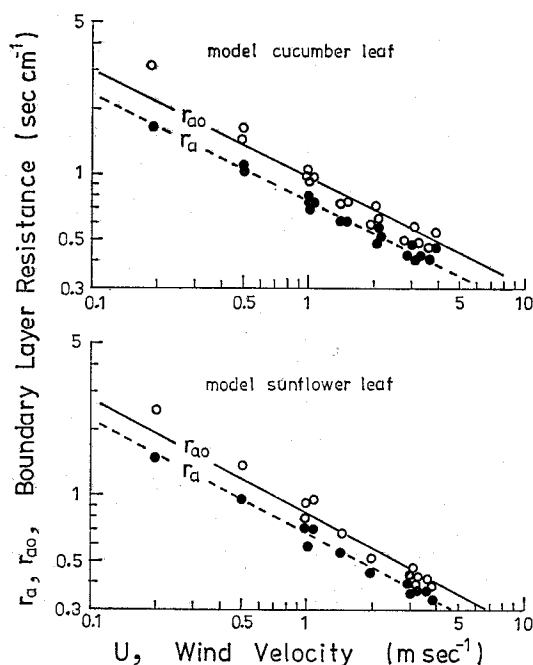


Fig. 1.8. Effect of wind speed on total diffusion resistance ( $r_a$ , closed circles) and forced convective diffusion resistance ( $r_{ao}$ , open circles) to water vapour transfer at the boundary layer on model sunflower and cucumber leaves. The size of model cucumber leaf was 13.0 cm in length and 182 cm² in area, and those of sunflower leaf 16.2 cm and 182 cm², respectively. The model leaves were placed horizontally in a wind tunnel with midrib perpendicular to wind.

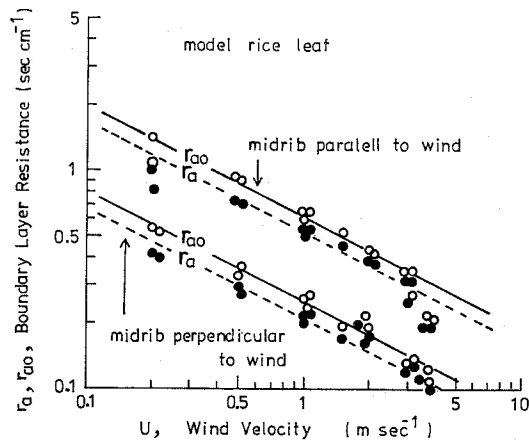


Fig. 1.9. The same relation as Fig. 1.8, but for model rice leaf. The leaf was placed horizontally in a wind tunnel with the midrib either parallel (upper part of Fig.) or perpendicular (lower part) to the wind. The dimension of the leaf was 19 cm in length and 17 cm<sup>2</sup> in area.

在するが、全体的にみて各作物のモデル葉とも、境界層の水蒸気的全拡散抵抗  $r_a$  および強制対流のみによる拡散抵抗  $r_{ao}$  と風速  $u$  との関係はつぎの式で表わせることがわかった。

$$r_a = ku^{-1/2} \quad (1.4)$$

$$r_{ao} = k_0 u^{-1/2} \quad (1.4a)$$

このことはモデル葉面上に発達する境界層が本実験の風速範囲では層流であることを示しており、これは熱や水蒸気輸送に関して得られているこれまでの結果<sup>29), 59), 60), 178), 271)</sup>と一致している。本実験より得られた、(1.4) および (1.4a) 式の比例係数  $k$  と  $k_0$  の値は 1.1 表に示すようであった。いずれのモデル葉とも  $k_0$  の方が  $k$  よりも大きく、広葉型のヒマワリ、キュウリの葉ではこの差は約25%、水稻の葉ではそれが約18%であった。これはこの差に相当する量だけ、自由対流によって境界層の拡散抵抗が減少することを示している。

Table 1.1. Values of constants of Eqs. (1.4), (1.4a), (1.5) and (1.7) for model sunflower, rice and cucumber leaves.

model leaves	$k_0$	$k$	$k_1$	$A$ (observed)	$A_{obs}/A_{th}$
sunflower*	8.4	6.8	2.2	0.82	1.23
cucumber*	9.4	7.5	2.6	0.72	1.08
rice*	2.5	2.1	2.6	0.70	1.05
rice**	6.2	5.3	1.4	1.30	1.96

\*, with midrib perpendicular to wind and \*\*, with that parallel to wind.

$k$  あるいは  $k_0$  の大小は葉面上の拡散抵抗の大小，したがって物質やエネルギーの輸送速度とも直接的に関係しているが，その値は葉の種類，葉の大きさそして葉が風を受ける方位によって異なることが 1.1 表よりみとめられる。表に示されている  $k_0$  の値から葉の大きさの影響を除去するために，モデル葉の代表長 (characteristic length) としてキュウリ，ヒマワリについては葉面積の平方根をとり，水稻葉については平均葉幅もしくは葉長をとって，(1.4a) 式の  $k_0$  をこれら代表長  $d$  の平方根で割ると，

$$r_{a0} = k_1 (d/u)^{1/2} \quad (1.5)$$

が得られる。このときの  $k_1$  は葉のスケールとは無関係の，葉の形状と風向のみに依存した係数とみなされる。本実験のモデル葉についてもとめられた  $k_1$  の値も 1.1 表に示されている。表より  $k_1$  の値は葉の種類あるいは同一葉でも葉が風を受ける向きによって異なることがわかる。最も大きい  $k_1$  の値は水稻の葉で真横から風を受けているときであり，最も小さい  $k_1$  は同じく水稻の葉で葉身の長軸に沿って風を受けているときである。また同じ広葉型でもヒマワリとキュウリの葉では  $k_1$  の値は若干異なり，角ばったキュウリの葉よりも丸味をおびたヒマワリの葉の方が  $k_1$  が幾分小さくなることが認められる。

本実験で得られた強制対流によるモデル葉面の境界層の水蒸気拡散抵抗の値が，平板についての熱伝達理論より導かれる理論値，あるいは他の研究者によって測定されている拡散抵抗値とどのような関係にあるかについて以下に若干の考察を行うことにする。

強制対流による平板上の境界層の拡散抵抗  $r_{a0}$  は無次元数であるシャーウッド数  $Sh$  とつぎの関係にあることが理論的に導かれている (Monteith<sup>159</sup>)。

$$r_{a0} = \frac{d}{D_H Sh} \quad (1.6)$$

ただし  $D_H$  は空気中の水蒸気の分子拡散係数 ( $=0.25 \text{ cm}^2 \text{ sec}^{-1}$ ) である。そしてシャーウッド数は Pohlhausen の解から理論的につぎの式によって与えられる。

$$Sh = AR_e^{1/2} S_c^{1/3} \quad (1.7)$$

ただし  $A$  は定数； $R_e$  はレイノルズ数で  $\nu$  を空気の動粘性係数 ( $=0.155 \text{ cm}^2 \text{ sec}^{-1}$ ) とすると  $R_e = ud/\nu$ ； $S_c$  はシュミット数で  $S_c = \nu/D_H$  である。(1.7) 式の比例係数  $A$  は理論的に 0.664 になることが明らかになっている。

(1.5)，(1.6) および (1.7) 式を用いて，本実験の各作物のモデル葉の  $A$  の値をもとめたところ，1.1 表に示すようであった。同表には  $A$  の理論値に対する本実験で得られた測定値の比 ( $A_{obs}/A_{th}$ ) も示されている。 $A$  の測定値はキュウリの葉および横方向から風を受けている水稻の葉で理論値をわずかに上まわるが，ヒマワリの葉では約 20%，葉脈に沿って風を受けている水稻の葉では実に 100% 近くも理論値を上まわることが明らかになった。水稻のような細長い葉で  $A$  の測定値が理論値を大きく上まわることは長谷場・伊藤 (1976)<sup>60</sup> によっても報告されている。

$A$  の実測値がすべてのモデル葉において理論値を上まわり，特にそれが中肋を気流に平行にして置いた水稻の葉で著るしかった理由としてつぎのことが推察される。すなわち， $A$  の理論値は風向方向に対して十分に広い幅をもちかつ表面が滑かな平板について成立つものであるが，植物の葉ないしはそのモデルはこの条件を満たしていない。特に中肋を気流方向に平行にした水稻の葉では幅に対する長さが圧倒的に大きく，この場合には葉の両側端での気流の巻込みによって，物質やエネルギーの周辺空気との交換が促進されるも

のと思われる。

Impense (1965)<sup>86)</sup> と Parlange ら (1971)<sup>173)</sup> はいろいろな植物のモデル葉を用いて、本実験と同様な測定を野外圃場で行なっている。このようにして彼等が測定して得た  $A$  の値は、理論値の2倍以上大きいことがみとめられ、本実験の結果とはかなり異なっている。この原因として、野外の風は風洞のように層流ではなく乱流的であること、彼らの結果には自由対流の効果も含まれていること、野外では風向が一定せず葉は種々の迎え角をもって風を受けること、および葉のはためき等が考えられる。このようなことが相乗的に作用して、実際圃場での作物葉の境界層の拡散抵抗は理論的に導かれる値、あるいは風洞実験で得られる値の1/2ないしはそれ以下になっていると思われる。

最後に本節において指摘したい重要な点は、1.8および1.9図にみられるように風速が弱かったりあるいは風向方向の葉長が長いときには、葉面境界層の抵抗は  $1 \text{ sec cm}^{-1}$  以上になって、これは後述する最小気孔抵抗値に匹敵する大きさである。このことは光合成や蒸散作用のような生理反応が葉面境界層の抵抗という純物理的な抵抗によって律速されることも条件によってはあり得ることを示しており、その意味において境界層の抵抗は物質生産の研究において無視し得ないと考えられる。

#### 4. 光合成、蒸散および葉内ガス拡散抵抗に及ぼす光強度および温・湿度の影響

##### 4.1 材料および方法

###### a. 実験材料と栽培方法

測定対象作物として、1977年と'78年にポット栽培した水稻（日本晴）、ヒマワリ（ロシア種）およびキュウリ（黄金半促成）を用いた。3作物とも育苗は人工光型のグロースキャビネット内で、肥料を混入した砂とバーミキュライトの混合培土でなされた。各作物の栽培法の概要は以下に示すようである。

**水稻：**1977年の水稻は10月10日に、1978年のそれは11月1日に播種した。人工光型の人工気象室で育苗された苗が2.5葉期に達したとき、 $1/5000 \text{ a}$  のポットに1ポットあたり1個体の密度で移植した。ポットの施肥量は  $\text{N}$ ,  $\text{P}_2\text{O}_5$ ,  $\text{K}_2\text{O}$  各  $1 \text{ g}$  が元肥として土壤に混入された。ポット移植後水稻は屋外型の人工気象室で育成した。両年とも日長時間は14時間に、湿度は約80%に保たれた。気温条件は1977年には昼夜温それぞれ  $27, 20^\circ\text{C}$  であり、1978年にはそれぞれ  $25, 20^\circ\text{C}$  であった。両年の水稻とも最高分げつ期前後の個体を測定に供した。測定対象葉には各ポットの主茎および分げつ上の展開を完了した活動中心葉とみられる葉5, 6枚を選び、それらは着生葉のままで同時に同化箱に封入して測定に供した。1978年度の水稲についての測定データは主としてシミュレーション結果との比較に用いられたものである。

**キュウリ：**1977年のキュウリは9月5日に、1978年のそれは11月4日に播種し、人工光型の人工気象室内で育苗された。両年のキュウリとも本葉2葉期に、 $1/5000 \text{ a}$  のポットに1ポットあたり1個体の密度で移植した。ポットの施肥量は本章の2.1節で説明したのと同様である。1977年のキュウリはポット移植後無加温のガラス室で育成した。個葉の光合成、蒸散の測定は第1果の結果が始まった10月中旬から11月中旬にかけて行なった。1978年のキュウリは移植後屋外型の人工気象室で育成したが、育成時の環境条件は同年度の水稲の場合と同一であった。光合成、蒸散の測定は12月中旬より開始したが、このときのキ



キュウリの生育ステージは前年度のキュウリと同程度であった。

両年度のキュウリとも3～4日間隔で葉の展開日調査が行なわれ，本章の第2節で検討したように，展開後20日前後の光合成能が最高値に達する時期の個葉を測定に供した。1978年度のキュウリについての測定データはシミュレーション結果との比較に主として用いられた。

**ヒマワリ**：1977年と1978年の2回栽培したが，1978年のヒマワリは本章の第2節で説明されたものと同一である。1977年のヒマワリは5月7日に播種し，5月27日に1/2000 aのポットに1個体ずつ移植した。ポットの施肥条件は1978年の場合と同様であった。移植後ヒマワリは屋外で育成したが，開花期に各肥料要素0.5 gを各ポットに追肥した。光合成，蒸散の測定に供されたのは8月中旬から下旬にかけての開花期前後の個体であった。ヒマワリもキュウリと同様な葉の展開日調査を行なって，展開後20日から30日目にかけての光合成能が最も高くなる時期の個葉を測定に供した。

#### b. 光合成，蒸散速度の測定方法

個葉の光合成，蒸散速度は，各作物ともポットごと実験室に搬入し，前項で説明された葉を対象に着生葉のままで測定がなされた。作物個葉の光合成の測定装置と測定方法は，本章の2.1節で説明したとおりである。1.1図の測定装置は光合成と同時に蒸散速度も測定できるように作られている。すなわち，同化箱に通気する空気中の湿度が箱の入口と出口で露点湿度計 (EG&G, Model 880) により測定されて，それと通気量とから蒸散速度がもとめられるようになっている。光合成，蒸散測定時の葉の平均葉温は，直径0.1 mmの銅—コンスタンタン熱電対4対を葉裏面の異なる部位に張り付けて測定した。後で説明されるように，葉温と気温にはかなり大きな差異があり，このため温度は特別な場合以外すべて葉温によって表示することにした。

光合成のCO<sub>2</sub>補償点の測定はソーダライムによって無CO<sub>2</sub>の空気を作り，それと通常空気との混合比を種々に変えた空気を同化箱に通気して行なった。炭酸ガス以外の気象要素の影響の測定は，すべて通常大気のCO<sub>2</sub>濃度(約330 ppm)のもとでなされた。光合成，蒸散速度に及ぼす各気象要素の影響の測定は，同一測定を異なる葉について3回以上反復して行なった。

#### c. 葉内拡散抵抗のもとめ方

気孔抵抗  $r_s$  と葉肉抵抗  $r_M$  の葉内拡散抵抗は，Gaastra (1959, 1963)<sup>44), 45)</sup>および Holmgren ら (1965)<sup>70)</sup>の方法によって，つぎのようにして求めた。

蒸散およびみかけ (net) の光合成速度はともに，電気回路のオームの法則に類似のつぎの式によって表わすことができる。

$$E = \frac{2 \times 2.17 \times 10^{-4} \{e_s(T_L) - e_a\}}{(273 + T)(r_a + r_s)} \quad (1.8)$$

$$P_n = \frac{C_a - \Gamma}{\frac{1}{2}(r_{ac} + r_{sc}) + r_M} \quad (1.9)$$

ここで， $E$  と  $P_n$  は単位時間，単位葉面積あたりの蒸散と光合成速度 ( $\text{g cm}^{-2} \text{sec}^{-1}$ )； $r_a$  と  $r_{ac}$  は水蒸気とCO<sub>2</sub>に対する葉面境界層の拡散抵抗 ( $\text{sec cm}^{-1}$ )； $r_s$  と  $r_{sc}$  は水蒸気とCO<sub>2</sub>に対する気孔抵抗 ( $\text{sec cm}^{-1}$ )； $r_M$  はCO<sub>2</sub>の葉肉抵抗 ( $\text{sec cm}^{-1}$ )； $e_s(T_L)$  と  $e_a$  は葉

内の細胞間隙と葉周辺空気の水蒸気圧力 (mb);  $C_a$  と  $\Gamma$  は葉周辺空気の  $\text{CO}_2$  濃度と光合成の  $\text{CO}_2$  補償点 ( $\text{g cm}^{-3}$ );  $T$  は気温と葉温の平均値 ( $^{\circ}\text{C}$ ), である。(1.8) 式において, 葉内の細胞間隙の水蒸気圧力  $e_s(T_L)$  は葉温  $T_L$  で水蒸気飽和しているものとみなされた。(1.8) および (1.9) 式において係数 2 は測定対象作物がすべて両面気孔葉であることからきている。

葉面境界層の抵抗  $r_a$  は, 光合成, 蒸散の測定終了後, 吸取紙で測定葉と同形同大の模型葉を作って同化箱に封入して蒸発速度を測定し, 前節で示された方法によって計算によって求めた。すると (1.8) 式において気孔抵抗  $r_s$  以外はすべて測定されているので, 同式より  $r_s$  を求めることができる。このようにして得られる  $r_a$ ,  $r_s$  はすべて水蒸気に対する拡散抵抗であるが, 炭酸ガスについてのそれらの値は, 両気体の分子拡散係数の比から, Thom (1968)<sup>221)</sup> および Jarvis (1971)<sup>108)</sup> の方法によって,

$$r_{ac}=r_a\left(\frac{D_H}{D_c}\right)^{2/3}, r_{sc}=r_s\left(\frac{D_H}{D_c}\right) \quad (1.10)$$

によって求めた。ただし  $D_H$  と  $D_c$  はそれぞれ水蒸気と炭酸ガスの分子拡散係数である。 $D_H/D_c$  の値として, Slatyer and Jarvis (1966)<sup>202)</sup> の 1.68 を使用した。

このようにして  $r_{ac}$ ,  $r_{sc}$  の値が求まると, 葉肉抵抗  $r_m$  は (1.9) 式より求めることができる。

以上のようにして得られる気孔抵抗  $r_s$  は, 気孔のみならず葉表面のクチクラ層の抵抗との並列抵抗和であり, 厳密には葉抵抗 (leaf resistance)<sup>52), 108), 247)</sup> と呼ばれるべきものである。しかしクチクラ抵抗は気孔抵抗より一桁オーダーが大きく, 葉抵抗に占めるその割合は無視できる程度の大きさである<sup>45), 108)</sup> ことから, ここでは Gastra (1963)<sup>45)</sup> や Ludlow and Wilson (1971)<sup>133)</sup> の用法にしたがって  $r_s$  を気孔抵抗 (stomatal resistance) と呼ぶことにする。

また葉肉抵抗  $r_m$  も後で述べるように, 葉肉細胞内での二酸化炭素の物理的拡散の抵抗に加えて, 光合成の光化学反応や暗反応の速度に関係した抵抗をも包括するものである。このため  $r_m$  は残差抵抗 (residual resistance)<sup>34)</sup> とかみかけ上の葉肉抵抗 (apparent mesophyll resistance)<sup>259)</sup> と呼ばれているが, 本論文では Gastra (1959)<sup>44)</sup> や Ludlow and Wilson (1971)<sup>133)</sup> らの用法にしたがって, 上記の諸抵抗を包括して葉肉抵抗 (mesophyll resistance) と呼ぶことにする。

#### d. データ処理の方法

すべての一次測定データ ( $\text{CO}_2$  濃度, 露点温度, 葉・気温, 流量, 葉面積等) はデータカードにパンチされた。光合成, 蒸散速度および諸拡散抵抗は, これらのデータを電算機によって処理して求め, 作図して表示された。光合成, 蒸散の測定は 2 カ年にかけて行なわれ, また同一条件下で 3 回以上反復して行なわれたが, それらはこみにしてデータ処理された。この場合平均値と大幅に異なる測定データは, 測定時に何等かの支障があったものと考えて, 除外して処理した。

#### 4.2 結果および考察

##### a. 光合成の $\text{CO}_2$ 補償点と温度の関係

(1.9) 式の  $\text{CO}_2$  補償点  $\Gamma$  は暗呼吸のみならず光呼吸にも関係している (Lake<sup>128)</sup>) ので,  $\Gamma$  は温度と光強度の両者の関数であることが予想される。ところが Whiteman and

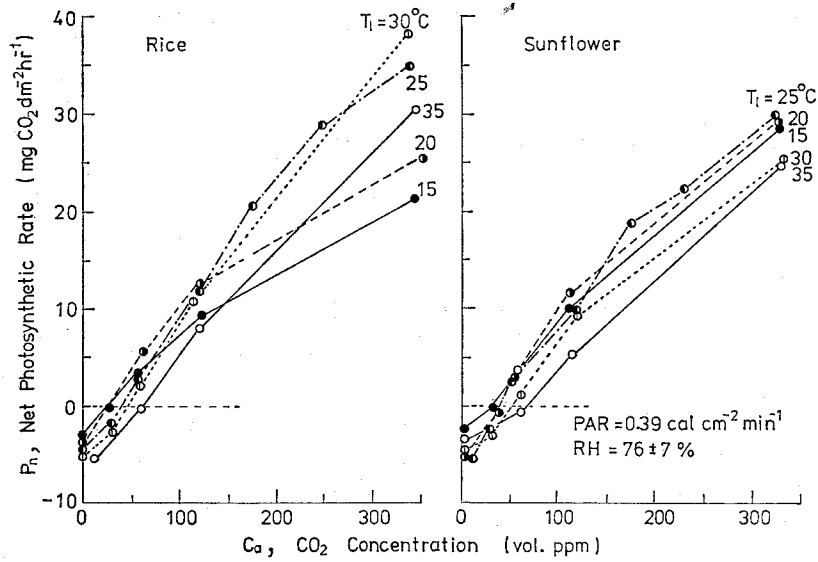


Fig. 1.10. Relation between ambient  $\text{CO}_2$  concentration and net photosynthetic rate of rice and cucumber leaves at different leaf temperatures. Shortwave radiation flux density was  $0.9 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ .

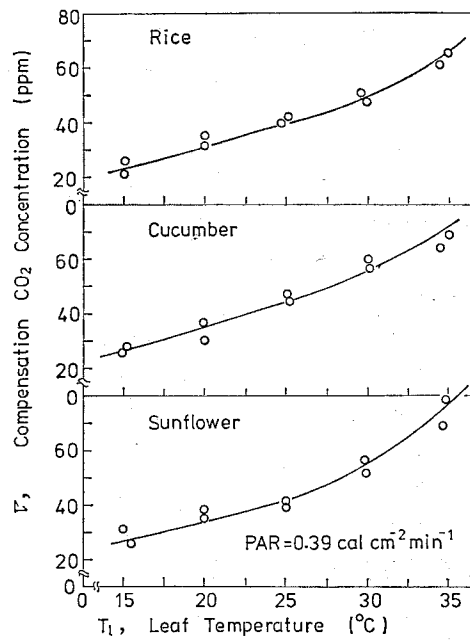


Fig. 1.11. Compensation  $\text{CO}_2$  concentration of photosynthesis ( $\Gamma$ ) of rice, sunflower and cucumber leaves as a function of leaf temperature ( $T_l$ ).

Koller (1967)<sup>259)</sup> は多くの植物の葉についての測定から、 $\Gamma$  は光合成の光補償点近くの極弱光域を除いては光強度にかかわらずほぼ一定であることを示した。このことは光呼吸は弱光域を除いては光強度の影響を受けないという結果 (秋田<sup>2)</sup>) と一致している。このことから  $\Gamma$  は温度のみの関数とみなして取り扱っても、実用上差しつかえないと考え、ここでは  $\Gamma$  と温度の関係についてのみ検討を行なう。

光合成速度がほぼ光飽和する光強度下における異なった葉温条件下で、通常大気中の  $\text{CO}_2$  濃度以下の範囲で  $\text{CO}_2$  濃度を变化させたときの、水稻とヒマワリの葉の光合成速度の変化は 1.10 図に示すようであった。ヒマワリの葉では通常大気中の  $\text{CO}_2$  濃度 (約 330 ppm) までは、光合成は  $\text{CO}_2$  濃度に比例して直線的に増加することが認められた。一方水稻の葉では、温度条件によっては通常大気中の  $\text{CO}_2$  濃度に達する以前に  $\text{CO}_2$ —光合成関係直線が折れまがる場合もみられるが、全体的にみて  $\text{CO}_2$  濃度 330 ppm 付近までは直線とみて差しつかえないようである。図には示されていないが、このことはキュウリの葉でも同様であった。以上の結果は  $\text{CO}_2$ —光合成関係について、これまでに多くの作物について得られている結果<sup>2), 21), 45), 70), 117)</sup> と一致している。以上のことから、通常大気以下の  $\text{CO}_2$  濃度範囲では気孔抵抗、葉肉抵抗はともにほぼ一定であって、光合成速度は反応基質である  $\text{CO}_2$  の供給によって律速されていると考えられる。

1.10 図において、光合成速度がゼロになる  $\text{CO}_2$  濃度が光合成の  $\text{CO}_2$  補償点  $\Gamma$  であるが、このようにして求められた  $\Gamma$  と葉温  $T_L$  との関係は 1.11 図に示すようであった。本実験に供試した 3 作物とも  $\text{C}_3$  作物に属しており  $\Gamma$  は正の値をとるが、いずれの作物葉の  $\Gamma$  と葉温の上昇とともに大きくなることがみられた。葉温と  $\Gamma$  との関係は、1.11 図にみられるように、水稻、ヒマワリおよびキュウリともつぎの式で表わせることがわかった。

$$\Gamma = \Gamma_{30} Q_{10\gamma}^{(T_L - 30)/10} \quad (1.11)$$

ここで  $\Gamma_{30}$  は  $T_L$  が  $30^\circ\text{C}$  のときの  $\Gamma$  の値、 $Q_{10\gamma}$  は  $\Gamma$  の温度係数、そして  $T_L$  は葉温 ( $^\circ\text{C}$ ) である。

水稻、ヒマワリおよびキュウリの葉の実験データからの  $\Gamma_{30}$  の推定値は、それぞれ 48, 56 および 57 ppm であり、一方  $Q_{10\gamma}$  の値はそれぞれ 1.62, 1.67 および 1.63 であった。このように  $\Gamma_{30}$  の値は、水稻の葉で他の 2 作物の葉より幾分小さくなることがみられたが、一方  $Q_{10\gamma}$  の値は 3 作物とも同程度の 1.65 前後の値になることがわかった。

この  $Q_{10\gamma} = 1.65$  という値は暗呼吸の温度係数が 1.8~2.0 である (本論文の第 V 章) ことと比較して、明らかにそれより小さい。この原因として、光存在下での  $\text{C}_3$  作物の葉の呼吸は暗呼吸よりも数倍大きい<sup>2), 110)</sup> ことから、 $\Gamma$  の大きさは暗呼吸よりも光呼吸によって主として支配されており、かつ光呼吸は暗呼吸よりも著しく温度依存性が低いことが考えられる。

以後、(1.9) 式によって葉肉抵抗  $r_M$  をもとめる場合、 $\Gamma$  は葉温のみの関数として (1.11) 式が、ここで得られた実験定数とともに使用される。

#### b. 光強度と光合成、蒸散および葉内拡散抵抗

作物園場に到達する日射 (全短波放射) は、地球の自転にともなう日変化に加えて、雲の影響を受けて時々刻々にその値を変えている。このような光強度の変化に対して、作物の葉の光合成、蒸散そして葉内ガス拡散抵抗はどのような速さで応答しているかをまず調べた。

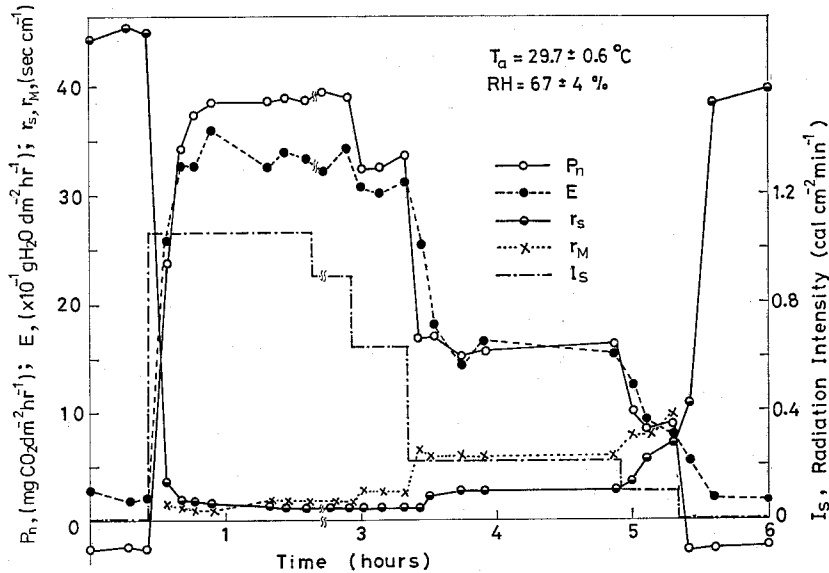


Fig. 1.12. Changes with shortwave radiation intensity ( $I_s$ ) in rates of net photosynthesis ( $P_n$ ) and transpiration ( $E$ ) and diffusive resistances of stomata ( $r_s$ ) and mesophyll ( $r_m$ ) in rice leaves at a constant air temperature of 30 °C (Horie<sup>79</sup>). The fraction of PAR to  $I_s$  was 43%.

1.12図は，全短波放射強度をステップ状に変化させたときの，水稻の葉の光合成速度  $P_n$ ，蒸散速度  $E$ ，気孔抵抗  $r_s$  そして葉肉抵抗  $r_m$  の応答の測定結果を示すものである。暗黒条件下から光強度を瞬時的に  $1.06 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$  に高めたとき， $P_n$  と  $E$  はともに光レベルに応じた定常値に達するまでに30分程度の時間を要する。このときの  $r_s$  と  $r_m$  の変化をみると， $r_m$  より  $r_s$  の方が定常値に達するのに長時間要することがわかった。光強度を逆に低下させたときも， $r_s$  の方が  $r_m$  より定常値に達するのに長時間要することも1.12図より認められる。同様のことはキュウリおよびヒマワリの葉でも認められた。以上のことから光合成，蒸散の光強度の変化に対する応答速度は主として気孔開閉の速さによって律速されており，光合成の光化学反応，暗反応そして二酸化炭素の葉肉細胞内の拡散はそれよりも速かに進行すると考えられる。

以上のように光合成，蒸散速度の光強度の変化に対する過渡応答の速さは  $r_s$  の応答速度に主として依存していることがわかったが，この  $r_s$  の光強度の変化に対する過渡応答の時定数がつぎのようにして推定された。1.12図において，光強度が増加して気孔が開く ( $r_s$  が減少する) ときの過渡応答はマクロ的に見て一次応答に近く，一方光強度が減少して気孔が閉じる ( $r_s$  が増加する) ときのそれは logistic 型の応答に近いように見られる。すなわち，

$$\frac{dr_s}{dt} = -\frac{r_s - r_{se}}{\tau}, \quad (r_s \geq r_{se}) \quad (1.12)$$

$$\frac{dr_s}{dt} = \frac{r_s(1 - r_s/r_{se})}{\tau}, \quad (r_s \leq r_{se}). \quad (1.13)$$

ここで $\tau$ は時定数(sec),  $r_{se}$ は各光レベルに応じた $r_s$ の定常値である。(1.12)および(1.13)式によって, $r_s$ の光強度の変化に対する過渡応答の実際の変化がどの程度表わせるかを調べるために,それぞれの式を時間 $t$ について積分するとつぎの式が得られる。

$$r_s = r_{se} + (r_{s0} - r_{se}) \exp\left(-\frac{t}{\tau}\right) \quad (1.12a)$$

$$r_s = 1 / \left\{ \frac{1}{r_{se}} + \left( \frac{1}{r_{s0}} - \frac{1}{r_{se}} \right) \exp\left(-\frac{t}{\tau}\right) \right\} \quad (1.13a)$$

ただし $r_{s0}$ は $r_s$ の初期値である。

もし気孔が開くときの過渡応答に対して,(1.12)式が有効であるならば,(1.12a)式より経過時間 $t$ とつぎの量, $\ln\{(r_s - r_{se}) / (r_{s0} - r_{se})\}$ との間には直線関係が存在するはずである。また気孔が閉じるときの過渡応答に対して(1.13)式が有効であれば,(1.13a)式より $t$ とつぎの量, $\ln\{(1/r_s - 1/r_{se}) / (1/r_{s0} - 1/r_{se})\}$ との間に直線関係が成立つはずである。この関係を水稻の葉について調べたのが1.13図である。

1.13図より,気孔が開くとき(図の左側)および閉じるとき(図の右側)ともかなり大きな測定点のばらつきが見られるものの,マクロ的にみて(1.12)式と(1.13)式は $r_s$ の光強度の変化に対する過渡応答をよく近似しているとみなせる。図の直線の勾配の逆数が応答の時定数 $\tau$ を表わすが,この勾配から求められた水稻の葉の $\tau$ の値は,気孔が開くときで約5分,閉じるときで約6分であった。ヒマワリ,キュウリの葉についても同様な方法で $\tau$ を推定したところ,気孔が開くときヒマワリの葉で約6分,キュウリの葉で約8分であり,気孔が閉じるときは両作物の葉とも約9分であった。このように,光強度の変化に対する気孔抵抗 $r_s$ の応答の時定数は,供試した3作物の葉とも10分以内とかなり短く,かつ気孔は開くときよりも閉じるときの方が長時間を要することがわかった。

Van Bavel ら (1965)<sup>247)</sup>の気孔抵抗計による種々の作物の葉の $r_s$ の時間変化の測定デ

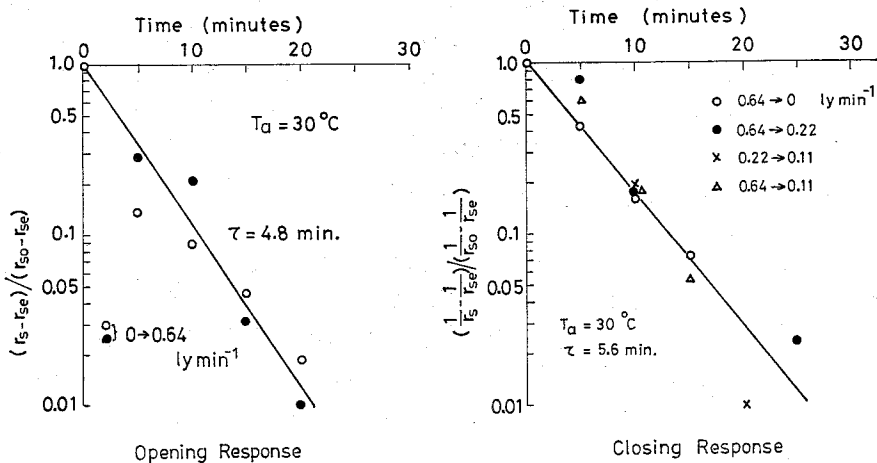


Fig. 1.13. Changes in stomatal resistance ( $r_s$ ) of rice leaves with elapsed time ( $t$ ) after a stepwise change in shortwave radiation intensity at air temperature 30 °C (Horie<sup>79)</sup>). Left, opening response; right, closing response.  $r_{s0}$  and  $r_{se}$  are the initial and the final steadystate values of  $r_s$ .

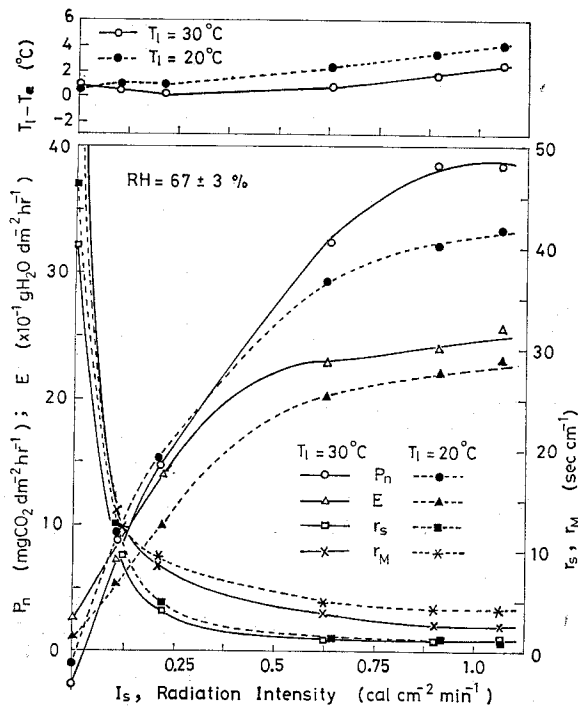


Fig. 1.14. Dependence on shortwave radiation intensity ( $I_s$ ) of the rates of net photosynthesis ( $p_n$ ) and transpiration ( $E$ ) and diffusive resistances of stomata ( $r_s$ ) and mesophyll ( $r_M$ ) in rice leaves at 20 and 30 °C leaf temperatures (Horie,<sup>79</sup>).

ータから、 $r_s$  の応答の時定数を求めたところ、時定数は約10分であって本実験の結果とほぼ一致することがわかった。以上に明らかにされたような  $r_s$  の過渡応答の時定数の大きさは、一日以上の時間スケールで作物の光合成、蒸散を考える場合には無視し得る程度の大きさとみなされる。すなわち圃場作物の光合成や蒸散の研究においては、各光レベルに応じて  $r_s$ 、 $r_M$  の定常値がどのように影響されるかを究めることが第一に重要であり、定常値にいたるまでの過渡応答は二次的な問題にすぎないと考えられる。

以上のことから光強度変化後  $r_s$  の時定数の3倍程度(約30分)の時間が経過したときの気孔抵抗や光合成、蒸散速度の測定値の平均値をもって、それらの定常値とみなした。

1.14図に、水稻の葉の葉温を20°Cあるいは30°Cの一定値に保ちながら、全短波放射強度を変化させたときの光合成、蒸散速度および気孔抵抗( $r_s$ )と葉肉抵抗( $r_M$ )の定常値の変化が示されている。また1.15図にはヒマワリとキュウリの葉について、葉温30°Cの場合のそれらの値と全短波放射強度( $I_s$ )との関係が示されている。

供試したいずれの作物の葉とも葉温一定の条件下では、光合成、蒸散速度はともに光飽和するが、蒸散速度の方が光合成よりも低い光強度で飽和値に達することがわかった。これは光合成には  $r_s$  と  $r_M$  の二つの抵抗が光強度との関係に関与するのに対し、蒸散は  $r_s$

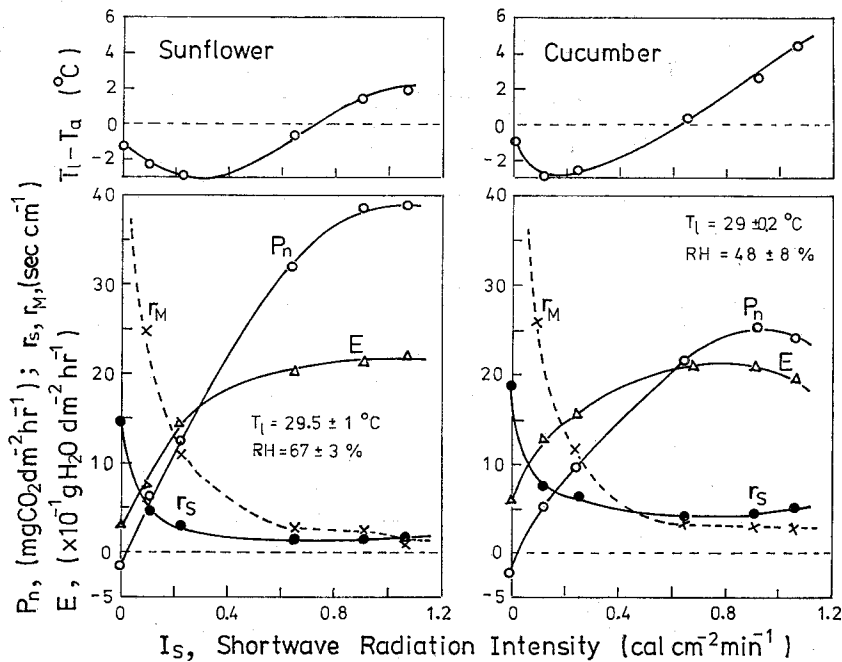


Fig 1.15. Same relation as Fig. 1.14, but for sunflower and cucumber leaves at a constant leaf temperature of 30  $^{\circ}\text{C}$ .

のみに依存しており、しかも  $r_s$  の方が  $r_M$  よりも低い光強度下で最小値に達するためである。すなわち  $r_s$ ,  $r_M$  はともに光強度の増加につれて漸近値型の指数曲線あるいは逆双曲線状に低下するが、 $r_s$  は全短波放射強度約  $0.5 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$  (光合成有効放射 PAR, で約  $0.22 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ ) で最小値に達するのに対し、 $r_M$  は約  $0.8 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$  (PAR で  $0.34 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ ) で最小値に達することが認められた。

気孔抵抗  $r_s$  の上に示したような光強度依存性は葉の熱収支にも反映して、葉温と光強度との関係にもかなり大きな影響を及ぼしていることが 1.14, 1.15 図より認められる。すなわち広葉型のキュウリとヒマワリの葉の葉—気温差は、全短波放射強度約  $0.4 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$  までは光強度の増加とともに減少し、そしてこの光強度以上になると葉温は光エネルギーの増加に比例して高まることがみられる。これは弱光域では光強度の増加とともに気孔が開いて  $r_s$  が小さくなり、放射エネルギーは葉温を高めるよりも蒸散を増やす方向に作用するのに対し、ある光強度以上では  $r_s$  は一定となって放射エネルギーの増加は葉温を高める方向に作用するためと考えられる。このような  $r_s$  の葉温に及ぼす影響は細葉の水稻よりも広葉のヒマワリ、キュウリの葉でより顕著にみられるが、これは広葉型の葉では本章の第 3 節で示されたように、葉面境界層の抵抗  $r_a$  が大きく、周辺空気との熱交換が不活発であることによると考えられる。

1.14 図および 1.15 図において、すべての作物の葉とも弱光域から中光域にかけては  $r_M$  の方が  $r_s$  よりも顕著に大きいことが認められる。このことから、この光強度域では光合成速度は  $r_s$  よりも  $r_M$  によって律速されていることになる。一方強光域における  $r_s$  と  $r_M$



の最小値についてみると、 $r_M$ の方が $r_s$ より幾分大きい（水稻葉）かあるいは両者は同程度（ヒマワリ、キュウリ葉）である。しかし(1.9)式に示したように、本実験の作物のような両面気孔葉では、 $r_s$ は光合成に対して図に示されている値の半分の大きさで作用する。したがって強光域においても光合成は $r_s$ よりも $r_M$ によって主として律速されていることになる。以上要するに本実験に供試したすべての作物の葉とも、光合成速度は全光強度域において気孔抵抗よりも葉肉抵抗によって主として律速されているといえることができる。

気孔は主として可視域の光に反応していることが Kuiper (1964)<sup>119)</sup> や Mansfield and Meidner (1966)<sup>135)</sup> らによって明らかにされている。そこで全短波放射の代りに光合成有効放射 (PAR, 400—700 nm) を横軸にとって $r_s$ との関係をプロットしたところ1.16図に示すような結果が得られた。同図では葉温20~30°Cの範囲で数枚の葉についての $r_s$ の測定値が、各々の測定ケース毎の $r_s$ の最小値を1にとって無次元化して示されている。すでにふれたように、いずれの作物の葉とも PAR 強度0.2~0.25 cal cm<sup>-2</sup> min<sup>-1</sup> 付近で $r_s$ は最小値になる。このことは Ludlow and Wilson (1971)<sup>133)</sup> および Frank and Baker (1976)<sup>41)</sup> が他の作物について得た結果とも一致している。

以上のように、供試した3作物の葉とも $r_s$ は非常に類似した PAR 依存性を示すことがわかったが、最小 $r_s$ と最大 $r_s$ の比には明確な種間差がみられた。すなわち水稻の葉ではこの比は20~40であるが、ヒマワリ、キュウリの葉ではそれは5~10であった。暗黒下での最大気孔抵抗には、気孔の開度のみならずクチクラ層の抵抗も関与しているが、ヒマワリおよびキュウリの葉ではクチクラ抵抗が水稻の葉よりも小さいか、あるいはこれらの葉は暗黒下でも気孔が完全に閉じていないことが考えられる。

1.16図の曲線で示されるように、葉温の違いにかかわらず、気孔抵抗 $r_s$ と PAR 強度との関係はいずれの作物の葉ともつぎの式でよく表わせることがわかった。

$$r_s = r_{s,\min} + (r_{s,\max} - r_{s,\min}) \exp(-\beta_p I_p) \quad (1.14)$$

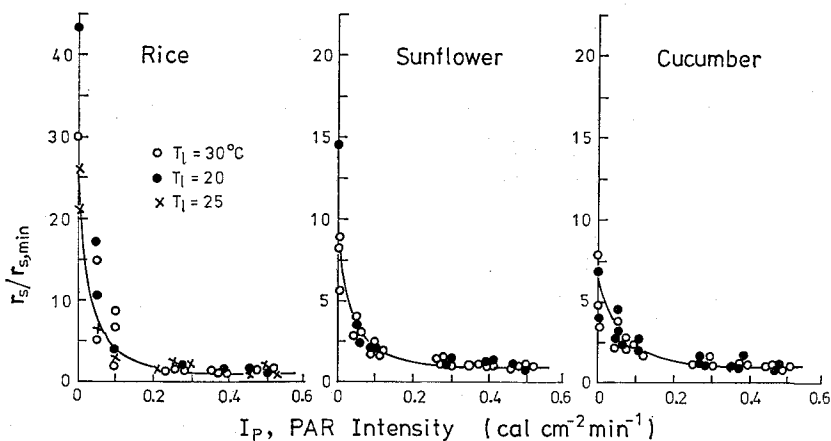


Fig. 1.16. Relation between photosynthetically active radiation (PAR) intensity and stomatal resistance of rice, sunflower and cucumber leaves. The stomatal resistances are given as relative values to the minimum resistance for each case of measurement.

Table 1.2. Values of parameters of Eq. (1.14) which gives PAR dependence of stomatal resistance, and Eq. (1.17) which gives PAR dependence of apparent mesophyll resistance ( $r_M$ ) for rice, sunflower and cucumber leaves in C.G.S. unit.

leaves	$r_{s,\min}$ (sec cm <sup>-1</sup> )		$r_{s,\min}$ (sec cm <sup>-1</sup> )		$\beta_p$ (cm <sup>2</sup> sec cal <sup>-1</sup> )		$r_{M0}$ (sec cm <sup>-1</sup> )		$\varepsilon$ ( $\times 10^{-2}$ cal cm <sup>-3</sup> )	
	mean	S.D.	mean	S.D.	mean ( $\times 100$ )	S.D.	mean	S.D.	mean	S.D.
rice	1.8	0.5	47		15.2		2.2	1.0	1.0	0.3
sunflower	2.1	0.9	18		14.1		1.6	0.7	1.1	0.3
cucumber	3.4	0.5	21		9.7		1.9	0.6	1.2	0.2

$r_{s,\min}$  denotes the minimum stomatal resistance;  $r_{s,\max}$  the maximum stomatal resistance;  $\beta_p$  a parameter;  $r_{M0}$  the minimum mesophyll resistance at saturating PAR intensity at 30 °C leaf temperature;  $\varepsilon$  a parameter.

ただし  $r_{s,\min}$  は強光下における  $r_s$  の最小値;  $r_{s,\max}$  は暗黒下における  $r_s$  の最大値;  $I_p$  は PAR 強度, そして  $\beta_p$  は  $r_s$  の PAR 依存性を特徴づける定数である。実験データより推定した  $r_{s,\min}$ ,  $r_{s,\max}$  および  $\beta_p$  の値が各作物の葉について 1.2 表に示されている。

$r_s$  の最大値 ( $r_{s,\max}$ ) に種間差があることはすでに述べたが, 1.2 表より  $r_s$  の最小値 ( $r_{s,\min}$ ) と  $\beta_p$  の値も種によって異なることがみられる。ヒマワリと水稻の葉はほぼ同程度の  $r_{s,\min}$  と  $\beta_p$  の値を有するのに対し, キュウリの葉の  $r_{s,\min}$  はそれよりも明かに大きく, また  $\beta_p$  は明らかに小さい。EL-Sharkawy and Hesketh (1965)<sup>34)</sup> のデータでも  $r_{s,\min}$  には種間差がみられ, イネ科のエンバクとヒマワリの葉の  $r_{s,\min}$  は他の作物の葉よりも小さいことが示されているが, 本実験の結果もそれに一致し, かつ  $r_{s,\min}$  の値も彼らの測定値にほぼ等しかった。

Monteith (1963)<sup>158)</sup>, Chartier ら (1970)<sup>24)</sup> および Jarvis (1971)<sup>108)</sup> らによって示されたように, 葉肉抵抗  $r_M$  は葉肉細胞内での二酸化炭素の物理的な拡散の抵抗  $r_m$  に加えて, 光合成の光化学反応に関係した光刺激抵抗  $r_e$  (excitation resistance) と暗反応に関係した炭酸固定抵抗  $r_c$  (carboxylation resistance) をも包括するものである。すなわち  $r_M$  はこれ等の抵抗の直列和であって,

$$r_M = r_m + r_e + r_c \quad (1.15)$$

によって与えられる。葉面境界層の抵抗  $r_a$  や気孔抵抗  $r_s$  が水蒸気や CO<sub>2</sub> の物理的な拡散の抵抗であるのに対し,  $r_M$  は上に示されたように, 二酸化炭素の物理的な拡散の抵抗に加えて光合成の生化学的な反応の抵抗をも包括するものである。

1.14 図と 1.15 図において, すべての作物の葉とも  $r_M$  は光強度の増加につれて逆双曲線状に低下することが見られたが, これは  $r_M$  中の光刺激抵抗がそのように光強度に反応しているためと考えられる。Monteith (1963) は光刺激抵抗  $r_e$  を, 光合成有効放射 (PAR) の関数としてつぎの式で表わしている。

$$r_e = \frac{\varepsilon}{I_p - I_{pc}} \quad (1.16)$$

ここで  $I_p$  と  $I_{pc}$  は PAR 強度および光合成の PAR 補償点であり,  $\varepsilon$  は定数である。この式によって  $r_M$  の PAR 依存性がどの程度表わせるかを調べたのが 1.17 図である。すなわち (1.16) 式が成立つならば  $r_M$  と  $1/(I_p - I_{pc})$  の間に直線関係が存在するはずであるが, 図よりこの両者の間にはすべての作物の葉ともほぼ直線関係が成立することがみられ,

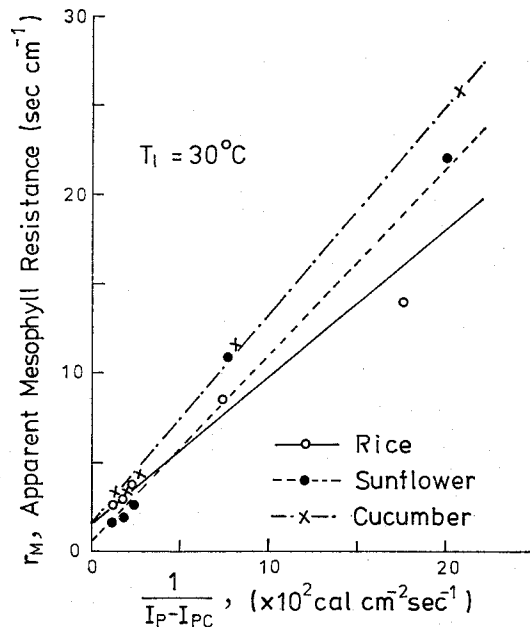


Fig. 1.17. Relation between apparent mesophyll resistance ( $r_M$ ) and the reciprocal of PAR intensity for rice, sunflower and cucumber leaves at 30 °C leaf temperature.

(1.16) 式は  $r_M$  の PAR 依存性をかなりよく表わすものといえる。

1.17図の関係より、 $r_M$  と PAR 強度の関係はつぎの式で表わせることがわかった。

$$r_M = \frac{\epsilon}{I_p - I_{pc}} + r_{M0} \quad (1.17)$$

ただし  $r_{M0}$  は  $1/(I_p - I_{pc}) = 0$ 、すなわち  $I_p$  が無限大のときの  $r_M$  の値に対応する定数である。(1.15), (1.16) および (1.17) 式の比較から、 $r_{M0}$  は光刺激抵抗がゼロのときの  $r_M$  の値、すなわち  $r_m + r_c$  を表わしているとみなされる。

水稻、ヒマワリおよびキュウリの葉について、多くの測定データより推定された葉温 30 °C のときの  $r_{M0}$  と  $\epsilon$  の値が 1.2 表に示されている。 $\epsilon$  の値には明確な種間差が認められなかったが、ヒマワリ、キュウリの葉の  $r_{M0}$  の値は水稻の葉よりも幾分小さいことがみられた。EL-Sharkawy and Hesketh (1963)<sup>34)</sup> のデータでも、ヒマワリの葉は他の  $C_3$  作物の葉よりも明らかに小さい  $r_M$  の値をもつことが示されているが、本実験の結果でもこのことがみられた。

$\epsilon$  は光合成の光化学反応に関係しており、弱光域での光合成の光エネルギー利用効率あるいは光合成の量子収量とも密接に関係しているが、これには明確な種間差や葉温の影響は認められなかった。一方  $r_{M0}$  は後節で示されるように葉温に大きく影響される。

本実験の結果では、光合成速度の光飽和値（光合成能）はヒマワリの葉が最も高く、ついで水稻、キュウリの順であった。これらの作物の葉について、いろいろな研究者による

個別的な光合成の測定データ<sup>82,283,322,342,522,682,742,1077,1711,2182,2202,2502</sup>を比較したところ、1, 2の例外を除き光合成速度は同じ順位であった。すでに示したように、キュウリの葉で光合成能が低いのは主として気孔抵抗 $r_s$ が他の2作物より著しく大きいためであり、ヒマワリの葉で光合成能が高いのは $r_s$ が小さいことに加えて $r_m$ も小さいためである。このことは光合成の種間差が生ずる原因は単純でなく、いろいろな機作が関与していることを示唆している。

### c. 湿度と光合成、蒸散および葉内拡散抵抗

作物の葉の気孔抵抗に及ぼす空気湿度の影響に関しては全く相反する結果が報告されている。Lange ら (1971)<sup>1292</sup>, Schulze ら (1972)<sup>1932</sup>, Aston (1976)<sup>77</sup> そして矢吹・清田 (1978)<sup>2702</sup> は多くの作物の葉について $r_s$ は空気湿度に大きく影響されることを報告しているのに対し、Barrs (1973)<sup>102</sup> そして Rawson and Begg (1977)<sup>1812</sup> は数種作物の葉についての測定結果から、 $r_s$ は湿度に影響されないとしている。このように $r_s$ に及ぼす湿度の影響に大きな相違がみられるのは、作物の違いに加えて測定条件や方法の違いによるものと考えられる。そこで本研究の対象作物である水稻、ヒマワリ、キュウリの葉について気孔抵抗に及ぼす湿度の影響の測定を行ない、それが光合成、蒸散とどのようにかわっているかを検討した。

気温30°C、全短波放射0.64 cal cm<sup>-2</sup> min<sup>-1</sup>の条件下で相対湿度を80%から23%まで階段状に徐々に低下させた後に再び64%にもどしたときの、水稻の葉の光合成、蒸散速度、気孔および葉肉抵抗そして葉—気温差の経時変化は1.18図に示すようであった。湿度を低下させると一般的傾向として蒸散が増加し葉温が低下することがみられた。光合成は80~60

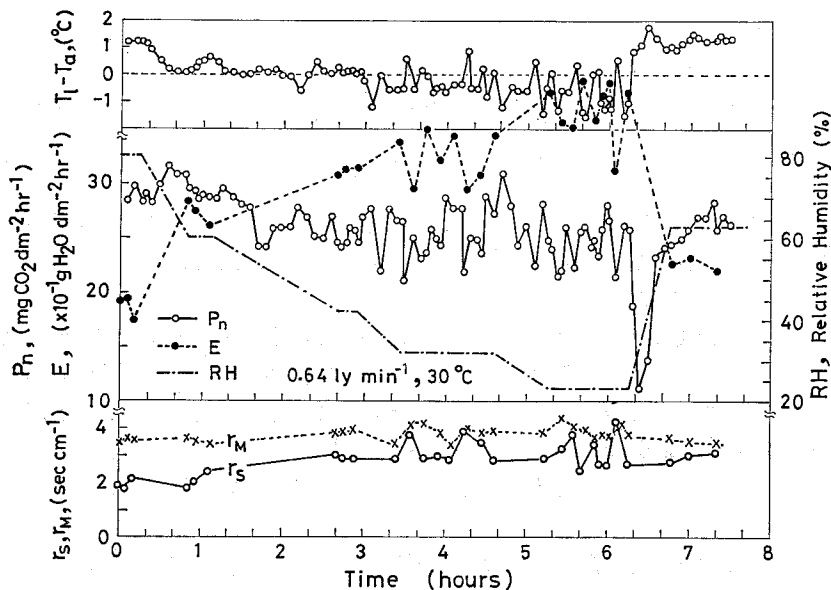


Fig. 1.18. Changes with relative humidity (RH) in the rates of net photosynthesis ( $P_n$ ) and transpiration ( $E$ ) diffusion resistance of stomata ( $r_s$ ) and mesophyll ( $r_m$ ), and leaf-air temperature difference ( $T_L - T_a$ ) in rice leaves at 30 °C  $T_a$  (Horie,<sup>802</sup>).

％の湿度範囲ではほぼ一定であったが，それ以下の湿度範囲では湿度の低下につれて減少した。また低湿度によって低下した光合成は，その後再び湿度を高めてもすぐには回復しないこともわかった。この場合葉肉抵抗  $r_M$  は湿度に無関係にほぼ一定であったが，気孔抵抗  $r_s$  は湿度の低下とともに大きくなることが認められた。このことは，湿度の低下につれて光合成が減少するのは葉肉細胞内での  $\text{CO}_2$  の拡散や光合成の光化学反応あるいは暗反応が阻害されるからではなく，気孔が閉じることによって葉内にとりこまれる  $\text{CO}_2$  量の減少によることを示している。

1. 18図において，湿度が80～40％の範囲では葉温，蒸散および光合成速度の変動は非常に小さいが，湿度が40％（飽差25 mbに対応）以下になると，一定の環境条件下であるにもかかわらず，これらはかなり大きな変動を示すことがみられる。このような現象は水稻の葉ほど顕著ではないがキュウリの葉でも見られた。図に見られるように，変動には約15分の周期性があり，かつ光合成，蒸散の谷と葉温，気孔抵抗のピークは一致していることがわかった。このことは低湿度下では気孔が約15分周期の開閉振動を起こし，そのために葉温や光合成，蒸散に振動現象が現われることを示している。

ストレス環境条件下で気孔が開閉振動を起こすことはいろいろな植物で観察されている<sup>33), 200)</sup> そのメカニズムに関しては Stålfelt (1956)<sup>204)</sup> および Raschke (1965)<sup>179)</sup> によって二つの異なった仮説が提出されている。Stålfelt の仮説は，蒸散要求度の高い環境条件下では，蒸散と吸水のバランスが破れて葉の含水量が低下して孔辺細胞の膨圧低下をきたして気孔が閉じて蒸散が抑制される，すると次第に葉の水分欠乏が回復して孔辺細胞の膨圧が高まって再び気孔が開くが，この過程がくりかえされて振動現象となって現われる，というものである。一方 Raschke (1965)<sup>179)</sup> の仮説は，気孔は振動しながら細胞間隙の  $\text{CO}_2$  濃度を一定に保つように作用する一種の弁の働きをしているというものである。Raschke の場合の振動周期は5～6分であるのに対し，水分バランスから来る気孔振動の周期は20～30分であることが報告されている (Ehrler ら<sup>33)</sup>, Meidner and Mansfield<sup>148)</sup>, Shirazi and Stone<sup>200)</sup>)。本実験で観測された水稻の葉の  $r_s$  の湿度低下による振動周期は約15分であって後者に近い。このことから本実験でみられた気孔開閉の振動現象は葉の水分バランスの乱れから生じたものと考えられる。

湿度が気孔抵抗  $r_s$ ，葉肉抵抗  $r_M$  そして光合成，蒸散に及ぼす影響を定量的に調べる目的で，各湿度条件に対応する葉一空気間の水蒸気圧力差  $VD$  が求められた。1. 19図は，各  $VD$  の値に対応する  $r_s$ ， $r_M$  および光合成，蒸散速度の測定値を平均し，かつそれらを  $VD$  が10 mb のときの値に対する比として表わされた， $VD$  と  $r_s$ ， $r_M$  および光合成，蒸散速度との関係を各作物の葉について示すものである。

ヒマワリ，水稻そしてキュウリの葉とも葉一空気間の飽差  $VD$  が15 mb 付近までは光合成は  $VD$  に無関係に一定であり，かつ蒸散も  $VD$  に比例して直線的に増加する。 $VD$  が約15 mb 以上になると3作物の葉とも光合成速度は次第に低下しかつ蒸散速度も頭打ち傾向を示すようになる。気孔抵抗  $r_s$  はいずれの作物の葉とも  $VD$  が15 mb 付近までは飽差にかかわらず一定であったが，それ以上になると  $r_s$  は  $VD$  に比例して増加することがわかった。一方葉肉抵抗  $r_M$  は水稻，ヒマワリの葉では飽差にはほとんど影響されず，また  $r_M$  の測定値のばらつきの大きいキュウリの葉においてもこのことは言えるようである。以上のことから供試したすべての作物の葉とも，湿度が低下して葉一空気間の飽差が高まると

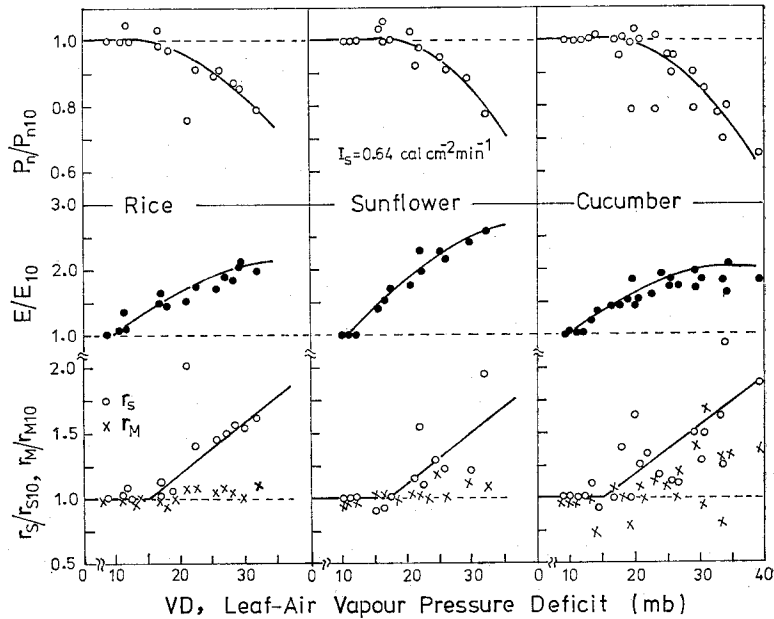


Fig. 1.19. Dependence on leaf-air vapour pressure deficit ( $VD$ ) of relative values of rates of net photosynthesis ( $p_n/p_{n10}$ ) and transpiration ( $E/E_{10}$ ), and diffusive resistances of stomata ( $r_s/r_{s10}$ ) and mesophyll ( $r_m/r_{m10}$ ) in rice, sunflower and cucumber leaves. The relative values of these quantities were expressed by setting the absolute values at 10 mb  $VD$  to unity.

気孔が閉じて水蒸気あるいは  $CO_2$  の気孔拡散抵抗  $r_s$  が高まって、葉の生理代謝は阻害されないにもかかわらず、光合成、蒸散速度の低下をきたすと結論づけられる。

以上の本実験の結果は、気孔は湿度に影響されないとする Barrs (1973)<sup>10)</sup> や Rawson and Begg (1977)<sup>181)</sup> とは矛盾するが、Ludlow and Wilson (1971)<sup>133)</sup>、石原ら (1971 a, b)<sup>100), 101)</sup>、Lange ら (1971)<sup>129)</sup>、Schulze ら (1972)<sup>193)</sup>、Hall and Kaufman (1975)<sup>53)</sup>、Aston (1976)<sup>7)</sup> および矢吹・清田 (1978)<sup>270)</sup> の結果とは一致する。

気孔がどのような機作で大気湿度に反応するかについて、Lange ら (1971)<sup>129)</sup> は気孔は葉の水ポテンシャルの変化を介さないで直接的に大気湿度に反応するという、興味深い仮説を提出し、Aston (1976)<sup>7)</sup> のヒマワリの葉についての実験から、その仮説はほぼ事実であることが確められている。これまでの水分環境と気孔開度との関係についての定説は、蒸散に見合うだけの吸水が行なわれないような条件下では、葉の水ポテンシャルが低下して孔辺細胞の膨圧低下を来たして気孔が閉じるというものであった。ところが Lange ら (1971)<sup>129)</sup> は大気湿度を低下させると気孔は閉鎖するが、このときの葉の水ポテンシャルには何の変化もみられないことから、これまでの定説とは異なって、気孔は直接的に湿度に反応するという結論にいたった。その後の研究によって、気孔蒸散の直接的な水分供給源は孔辺細胞とそれに附随する表皮細胞の内壁面にあることも明らかになってきており、これは peristomatal transpiration と呼ばれている。<sup>147), 197), 198)</sup> さらに葉の水ポテンシャル

の形成の主役である葉肉細胞と気孔蒸散の主たる蒸発面である表皮細胞の間に大きな抵抗が存在することも示された (Sheriff and Meidner<sup>1967</sup>, Meidner<sup>1972</sup>)。以上のことから大気湿度が低下すると孔辺細胞付近からの蒸発が高まって孔辺細胞の膨圧が低下するが，葉内に大量の水を保持している葉肉細胞からの水供給がすみやかに行なわれずに，葉全体としては十分な水を保持しているにもかかわらず気孔が閉鎖するというように考えられている。

本実験の水稻，ヒマワリおよびキュウリの葉で低湿度下で気孔抵抗が増大したのは上のような機作によるものと考えられる。何故ならば，いずれの作物の葉とも光合成の葉肉抵抗はほとんど湿度の影響を受けないことから，葉肉細胞の水ポテンシャルが低下しているとは考えられないからである。

#### d. 温度と光合成，蒸散および葉内拡散抵抗

温度と作物の葉の光合成速度との関係は最適値型の曲線になることが明らかになっているが，その場合葉内拡散抵抗が温度によってどのような影響を受けているかについては不明確な点が多い。Meidner and Mansfield (1968)<sup>148)</sup> は気孔開度と温度との関係についてのそれまでの研究のレビューを行ない，温度の上昇につれて気孔開度が大きくなるという報告，逆に気孔開度が減少するという報告，あるいは気孔開度は温度の影響を受けないという報告が相半ばすると述べている。この原因として対象作物の違い，温度以外の要因（例えば葉内の  $\text{CO}_2$  濃度）の影響あるいは測定法上の問題等が考えられる。最近の高精度の分析器機を用いての研究では，気孔抵抗は温度の上昇につれて低下するという事例<sup>29), 180), 194), 234)</sup> が多くなってきているが，一般的傾向として受け入れられるところまでには至っていないように思われる。以上のことから水稻，ヒマワリおよびキュウリの葉について，温度と光合成，蒸散そして葉内抵抗との関係を測定し検討を行なった。

数枚の水稻の葉について反復して測定した葉温と光合成，蒸散速度との関係を，葉温  $30^\circ\text{C}$  のときのそれ等の値を 1.0 にとって相対値で示すと 1.20 図のようであった。光合成速度に関しては，本研究の対象品種である「日本晴」に加えて「レイメイ」についての測定値も示されている。光合成の適温域は  $23\sim 32^\circ\text{C}$  であって，この適温域から隔るにつれて光合成速度は減少した。「日本晴」と「レイメイ」では光合成の温度依存性に若干の違いがあるように見られるが，これについてはもっと掘り下げた研究が必要である。

蒸散速度は葉温の上昇につれて指数曲線に近い形で増加するが，これは葉温で飽和しているとみなされる葉内の水蒸気圧力が温度の上昇とともに指数的に増加することを反映している。1.20 図の最下段には，光合成速度に対する蒸散速度の比，すなわち蒸散係数の一種の水利用効率 ( $\text{g H}_2\text{O/g CO}_2$ ) の温度変化も示されている。この水利用効率は葉温  $23^\circ\text{C}$  付近の光合成の最適温度域の下限値付近において最小になり，それ以上およびそれ以下の葉温域では効率が低下する。ヒマワリおよびキュウリの葉においても葉温と光合成，蒸散との関係は，1.20 図の水稻の葉の場合とほぼ同様であった。

水稻，ヒマワリおよびキュウリの葉の，全短波放射強度  $0.64 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$  (PAR で  $0.28 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ ) のときの，気孔抵抗  $r_s$  および葉肉抵抗  $r_M$  と葉温との関係の測定結果は 1.21 図に示すようであった。この図においても  $r_s$ ,  $r_M$  は各測定ケース毎の葉温  $30^\circ\text{C}$  における値を 1.0 にとって相対値として表示されている。

$r_s$  と葉温との関係は図の最上段に示すように，ヒマワリの葉で葉温の上昇につれて  $r_s$

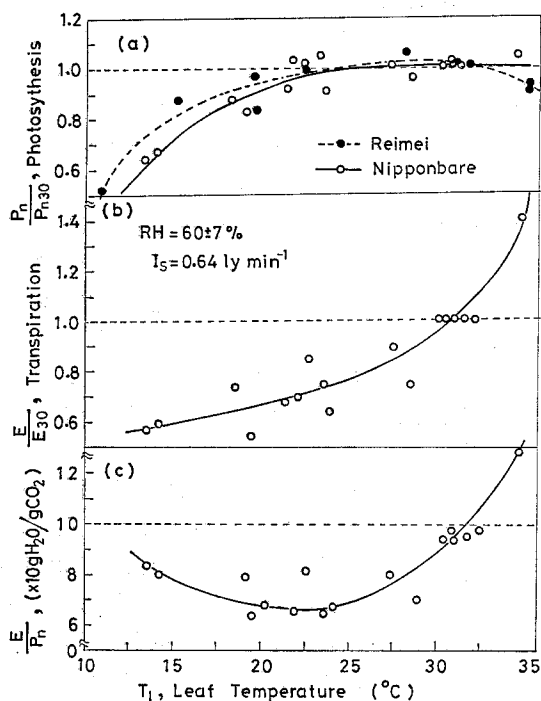


Fig. 1.20. Dependence on leaf temperature ( $T_L$ ) of the relative rates of net photosynthesis ( $P_n/P_{n30}$ ) and transpiration ( $E/E_{30}$ ), and  $E/P_n$  ratio for rice leaves (Horie<sup>80</sup>).  $P_n$  and  $E$  were presented as relative values to those at 30 °C  $T_L$ . PAR intensity was 0.28 cal cm<sup>-2</sup> min<sup>-1</sup>.

が低下する傾向がみられるものの、水稻やキュウリの葉では明確な関係は認められなかった。ここで注意しなければならないことは、湿度一定の条件下で気温を高めた場合、葉—空気間の飽差は指数関数的に増加し、一方気孔抵抗は前項で示したように飽差がある限界値を越えると直線的に増加するということである。したがって1.21図の最上段の  $r_s$  と葉温の関係には湿度の影響も加わっていて、葉温のみの単独の影響とは考えられない。

1.21図の  $r_s$  と葉温との関係の各測定点に対応する葉—空気間の飽差  $VD$  と、1.19図に示されている  $VD$  と  $r_s$  との関係を用いて、飽差の影響を除去したときの葉温と  $r_s$  の関係は1.21図の中段に示すようであった。この場合データのちらばりの範囲が小さくなると同時に、ヒマワリとキュウリの葉では直線で示されているように、飽差で補正した気孔抵抗  $r_s'$  は葉温の上昇につれてほぼ直線的に減少することが認められた。水稻の葉でもわずかにこの傾向がみられるものの、ヒマワリやキュウリの葉のように葉温の  $r_s'$  に及ぼす影響は顕著でなかった。

葉肉抵抗  $r_M$  は1.21図の最下段に示すように、いずれの作物の葉とも葉温の上昇とともに漸近値型の指数曲線状に減少する。図中の曲線で示すように、 $r_M$  と葉温  $T_L$  の関係はいずれの作物の葉ともつぎの式でよく表わせることがわかった。



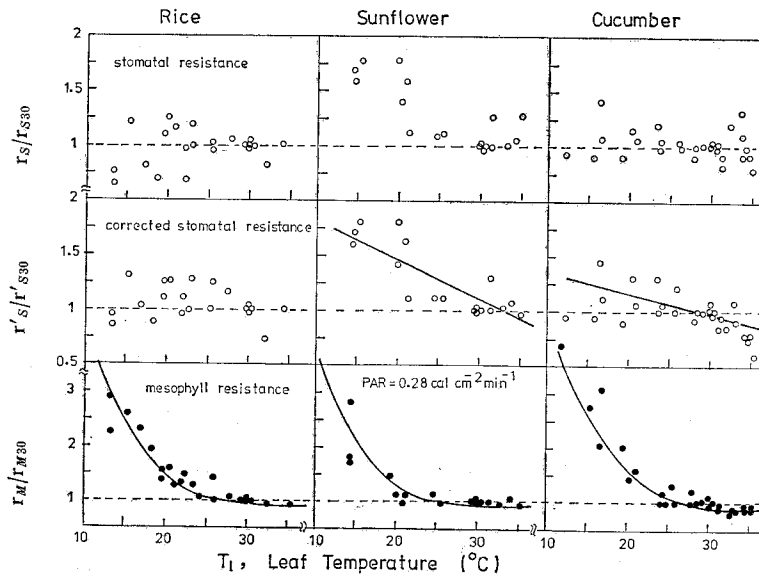


Fig. 1.21. Dependence on leaf temperature of stomatal resistance without ( $r_s$ ) and with ( $r'_s$ ) correction with leaf-air vapour pressure deficit, and mesophyll resistance ( $r_m$ ) in rice, cucumber and sunflower leaves. The resistances were presented as relative values to those at 30 °C leaf temperature, and PAR intensity 0.28 cal cm<sup>-2</sup> min<sup>-1</sup>.

Table 1.3. Values of parameters of equation (1.18), which gives the relation between leaf temperature ( $T_L$ ) and apparent mesophyll resistance, for rice sunflower and cucumber leaves at PAR intensity of 0.28 cal cm<sup>-2</sup> min<sup>-1</sup>.

leaves	mean	$r_{M,ast}(\text{sec cm}^{-1})$	S.D.	$C$	$k_r$
rice	3.7	0.4	0.4	47	0.23
sunflower	2.8	0.4	0.4	39	0.23
cucumber	2.7	0.6	0.6	42	0.21

$r_{M,ast}$  is asymptotic value of  $r_M$  at higher temperature.

$$r_M = r_{M,ast} \{1.0 + C \exp(-k_r T_L)\} \quad (1.18)$$

ただし  $r_{M,ast}$  は葉温を高めたときの  $r_M$  の漸近値， $C$  と  $k_r$  は  $r_M$  の葉温依存性を特徴づける経験定数である。1.21図の実験データから推定された，水稻，ヒマワリおよびキュウリの葉の  $r_{M,ast}$ ， $C$  および  $k_r$  の値が1.3表に示されている。

$r_M$  の温度漸近値  $r_{M,ast}$  の値は作物によって異なり，水稻の葉のそれはキュウリやヒマワリの葉より大であった。これは1.2表の  $r_M$  の光漸近値  $r_{M0}$  についても言えることであり，水稻の葉が他の2作物の葉よりも高い葉肉抵抗をもっていることを反映している。一方(1.18)式の定数  $k_r$  と  $C$  には顕著な種間差はみられなかった。以上のように  $r_M$  が葉温によって大きく変化するのは，(1.15)式に示されているように，その構成要因である炭酸

固定抵抗 ( $r_s$ ) と葉肉細胞内での二酸化炭素の拡散抵抗 ( $r_m$ ) の和が葉温に影響されるためと考えられる。

Meidner and Mansfield (1968)<sup>149)</sup> は温度と気孔開度との関係の既往の研究結果を検討し、温度と気孔開度との関係に関して大きく異なった結果が報告されていることを示した。彼等は温度と気孔開度の関係に不一致点がみられるのは、温度の上昇によって葉内の  $\text{CO}_2$  濃度が高まって気孔が閉じるが、その場合葉内の  $\text{CO}_2$  濃度と温度との関係には種間差が存在するためであると推論している。しかしながら、葉内の細胞間隙の  $\text{CO}_2$  濃度に密接に関係している光合成の  $\text{CO}_2$  補償点  $\Gamma$  の葉温にともなう変化幅は1.11図に示されたように、本実験の水稻、ヒマワリおよびキュウリの葉では小さくかつこれ等3作物の葉の間で  $\Gamma$  の顕著な作物間差は認められない。しかも1.10図に見られるように、各葉温条件下とも、通常空気の  $\text{CO}_2$  レベルまでは  $\text{CO}_2$ —光合成関係はほぼ直線であることから、本実験の作物葉が温度を介しての葉内  $\text{CO}_2$  濃度の影響を受けているとは考えられない。以上のことから1.21図の上段において各作物の葉とも温度の  $r_s$  に及ぼす影響が顕著に表われなかったのは、主として葉—空気間の飽差の影響の干渉よるとみなされ、この飽差の影響を除去した図の中段の関係が  $r_s$  に及ぼす葉温単独の影響を示しているものと考えられる。

ヒマワリとキュウリの葉において、飽差で補正された気孔抵抗は葉温の上昇につれて直線的に低下するが、これは Drake ら (1970)<sup>29)</sup>、Raschke (1970)<sup>180)</sup> および Schulze ら (1974)<sup>194)</sup> が他の作物の葉について得た結果と一致している。

広葉のヒマワリとキュウリの葉で  $r_s$  が葉温の影響を顕著に受け、細葉の水稻の葉でその影響がほとんどみられなかった理由としてつぎのようなことが考えられる。すなわち本章の第3節で示されたように、広葉では葉面境界層の抵抗  $r_a$  が大きくて葉温は気温よりも著るしく高くなる傾向にあるが、高温下では気孔を開いて蒸散を盛にして葉温の過度の上昇を防ぐような機構が備わっているように思われる。一方細葉の水稻の葉では  $r_a$  が小さく葉温は上昇しにくいから、このような機構は種の生存にとってそれほど必要の無いことのように思われる。

## 5. 要約

水稻、キュウリおよびヒマワリの葉の光合成と蒸散機能に及ぼす葉齢と光強度、気温、湿度および風速の影響が、それに関与する葉面境界層のガス拡散抵抗、気孔抵抗および葉肉抵抗との関連で実験的に調べられた。得られた結果を要約すればつぎのようである。

(1) キュウリおよびヒマワリの葉とも光合成能は葉面積が最大になる時期前後に最高値に達し、しばらくその状態を持続した後、ゆるやかに減少して枯死直前にゼロになった。葉の展開から光合成能の最高値に達するまでの期間および最高光合成能の持続期間は、葉の生育する環境条件によって大きく左右されることがわかった。特にヒマワリが群落として存在する場合、葉齢の進行とともに各葉は群落下層の不良日射環境下へと位置づけられるため、最大光合成能の持続期間は孤立個体上の個葉のその半分以下であった。このため群落内では、群落上方の約半分の葉層の光合成能は非常に高いが、それ以下の層では下方に移るにつれて光合成能が顕著に低下する分布がみられた。

(2) 以上に説明されたような個葉の光合成能の群落内分布と、本論文の第Ⅳ章の数値計算による群落光合成の評価結果を対比して検討したところ、群落下層葉の光合成能が低いのは葉の相互遮蔽によって日射が下層まで到達しないために、葉の光合成能を維持するに

足る光合成が行なわれない結果として生じたものと考えられた。このことから(1)で示されたような葉の光合成能の群落内分布は圃場条件下での群落光合成に対してはほとんど影響を及ぼさないと考えられ，個体群光合成との関連で個葉の光合成機能を調べる場合，光合成能が最高値に達する時期前後の活動中心葉に着目するのが最も妥当と判断された。

(3) 各作物の模型葉を風洞内の層流気流中に水平に置いて，葉面境界層の水蒸気輸送抵抗をもとめたところ，いずれの作物の模型葉とも輸送抵抗は風速  $4 \text{ m sec}^{-1}$  付近まで風速の  $-1/2$  乗則にしたがって減少することが確かめられた。このことから強制対流による水蒸気輸送のシャーウッド数  $Sh$  はレイノルズ数  $Re$  とシュミット数  $Sc$  の関数として， $Sh = A Re^{1/2} Sc^{1/3}$  で表わせた。このときの比例係数  $A$  は中肋に直角な方向から風を受けている水稻，ヒマワリおよびキュウリの模型葉でそれぞれ0.70, 0.82そして0.72であった。また中肋に平行に風を受けている水稻の葉で  $A$  は1.30であった。

(4) 供試したいずれの作物の葉とも光合成の  $\text{CO}_2$  補償点は葉温の上昇とともに指数曲線状に増加した。そのときの温度係数  $Q_{10}$  は各作物の葉ともほぼ同一の約1.65であった。水稻，ヒマワリおよびキュウリの葉の葉温  $30^\circ\text{C}$  のときの  $\text{CO}_2$  補償点はそれぞれ，48, 56, 57 ppm であった。

(5) 光強度の変化に対する光合成，蒸散の応答速度は主として気孔開閉の応答速度に依存していることがわかった。いずれの作物の葉とも気孔抵抗は光強度の変化に対して10分弱の時定数で反応していることがみられた。

(6) 光合成有効放射 (PAR) 強度の増加とともに，いずれの作物の葉とも気孔抵抗  $r_s$  は漸近値型の指数曲線状に，そして葉肉抵抗  $r_M$  は双曲線状にそれぞれ減少することがみられた。この場合  $r_s$  の方が  $r_M$  よりも弱い PAR 強度 ( $0.2 \sim 0.25 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ ) で最小値に達した。葉温  $20 \sim 30^\circ\text{C}$  の範囲における，水稻，ヒマワリおよびキュウリの葉の最小  $r_s$  の値はそれぞれ1.8, 2.1および3.4  $\text{sec cm}^{-1}$  であった。一方葉温  $30^\circ\text{C}$  のときの最小  $r_M$  の値はヒマワリとキュウリの葉で約2~3  $\text{sec cm}^{-1}$  とほぼ同程度であったが，水稻の葉ではそれよりやや大きかった。各作物の葉とも光合成速度は全光強度域において， $r_s$  よりも  $r_M$  によって主として律速されていることが明らかになった。

(7) 葉一空気間の飽差  $VD$  が約15 mb を上まわるとすべての作物葉とも  $r_s$  は飽差に比例して増大し，このため光合成，蒸散が抑制されることが認められた。一方  $r_M$  は  $VD$  にほとんど影響されなかった。

(8) 水稻の葉の  $r_s$  に対する葉温の影響は顕著でなかったが，ヒマワリとキュウリの葉の  $r_s$  はともに葉温の上昇につれて直線的に低下した。一方  $r_M$  はいずれの作物の葉とも葉温の上昇とともに漸近値型の指数曲線状に減少することがわかった。

(9) 個葉の光合成能力はヒマワリ，水稻，キュウリの順に高かった。キュウリの葉の光合成能が低いのは  $r_s$  が大きいことに主因があり，ヒマワリの葉の光合成能が高いのは  $r_s$  が小さいことに加えて  $r_M$  も小さいことによるものと考えられた。

## II 気象要素の複合影響下の個葉の葉温, 蒸散および 光合成のモデルシミュレーション

### 1. はじめに

前章では制御された環境条件下で各気象要素が作物の個葉の光合成, 蒸散作用に及ぼす影響を葉内外の拡散抵抗との関連において実験的に明らかにした。実際の作物圃場ではこのような諸気象要素の影響, あるいはそれ以外の要因が複合的に関与して, 作物の葉の多様な光合成と蒸散活動を成立せしめている。このような圃場環境下での作物の葉の多様な光合成と蒸散反応に対する論理的な説明および予測を可能にすることは, 農業気象のみならず栽培学の重要な基礎をなすものと考えられる。

モデル化とシミュレーションはこのような複雑な系(システム)の解析を行なう, システムの現象に対する論理的な説明あるいは予測を行なう有力な手法であって, 作物の個葉の光合成および蒸散と気象環境との関係についても種々の経験的<sup>(95), (98), (216)</sup>あるいは理論的モデル<sup>(25), (48), (246)</sup>がいくつかすでに提出されている。しかしこれまでのモデルは限られた気象要素のみについてのものであったり, 特定の作物の葉についてのみ有効なものであったり, あるいは蒸散と光合成を分離したものであって, 本論文の第Ⅲ章以降で取り扱われるような実際の圃場気象環境下の物質生産へそのままでは適用し難いように思われる。

本章では, 前章で示した実験結果とこれまでの知見に基づいて, 複合的な気象環境に対する作物の個葉の葉温, 光合成および蒸散の反応を説明かつ予測するためのモデルを提案する。葉の形状や生理特性が大きく異なる水稻とキュウリの葉に, このモデルを適用して得られたシミュレーション結果が実測データとの比較において論じられる。

### 2. 個葉の葉温, 蒸散および光合成の成立過程のモデル化

#### 2.1 モデルの概要

このモデルでは定常状態における作物の個葉の葉温, 蒸散および光合成と気温, 湿度, 光強度および風速との関係が考慮されている。それ以外の土壌水分や地温等の気象条件あるいは肥料条件等はいずれも最適ないしはそれに近い状態に維持されていると仮定されている。モデルでは光合成能が最大になるような時期(第Ⅰ章の第2節)の成熟した個葉が対象になっている。このモデルでは環境条件を変化させたときの過渡現象は考慮されていないが, 前章の光強度の変化に対する光合成, 蒸散の応答速度から判断して, モデルは環境を変化させた後およそ20~30分経過したときの光合成, 蒸散速度を与えるものと言える。

モデルは葉面の熱収支式を解いて, 葉温, 蒸散速度そして葉面境界層と気孔のガス拡散抵抗をもとめる部分と, そのようにして得られた葉温と拡散抵抗を用いて光合成速度をもとめる部分の二つから成立っている。

#### 2.2 葉面の熱収支と蒸散

葉面の熱収支と蒸散はつぎの式によって表わされた。

$$mI_s - I_L - H - LE = 0 \quad (2.1)$$

$$I_L = 2\lambda\sigma\{(T_L + 273)^4 - (T_a + 273)^4\} \quad (2.2)$$

$$H = \frac{2c_p \rho (T_L - T_a)}{r_{ah}} \quad (2.3)$$

および

$$E = \frac{2 \times 2.17 \times 10^{-4} (e_s(T_L) - e_a)}{(273 + T_a)(r_{av} + r_{sv})} \quad (2.4)$$

但し， $m$  は葉の全短波放射吸収率； $I_s$  は葉面上の全短波放射フラックス密度 ( $\text{cal cm}^{-2} \text{sec}^{-1}$ )； $I_L$  は葉からの長波放射フラックス ( $\text{cal cm}^{-2} \text{sec}^{-1}$ )； $H$  は葉からの顕熱フラックス ( $\text{cal cm}^{-2} \text{sec}^{-1}$ )； $L$  は蒸発潜熱 ( $=580 \text{ cal g}^{-1}$ )； $E$  は葉からの水蒸気フラックス (蒸散速度， $\text{g cm}^{-2} \text{sec}^{-1}$ )； $\lambda$  は葉の長波放射率； $\sigma$  はステファン・ボルツマン定数 ( $=13.54 \times 10^{-13} \text{ cal cm}^{-2} \text{sec}^{-1} \text{K}^{-4}$ )； $T_L$  と  $T_a$  は葉温と気温 ( $^{\circ}\text{C}$ )； $c_p \rho$  は空気の熱容量 ( $=2.91 \times 10^{-4} \text{ cal cm}^{-3} \text{ }^{\circ}\text{C}^{-1}$ )； $e_a$  と  $e_s(T_L)$  は周辺空気と葉内の細胞間隙の水蒸気圧力 (mb) で葉は葉温  $T_L$  で水蒸気飽和しているものとする； $r_{ah}$  と  $r_{av}$  は葉面境界層の熱と水蒸気輸送に対する拡散抵抗 ( $\text{sec cm}^{-1}$ )； $r_{sv}$  は水蒸気輸送に対する気孔抵抗 ( $\text{sec cm}^{-1}$ ) である。

(2.2) 式において，葉は周囲の物体と長波放射の交換を行なうが，その場合周囲の物体の温度は気温に等しいことが仮定されている。また (2.2)～(2.4) 式の係数 2 は葉が表裏両面で放射，熱そして水蒸気の交換を行なうことを意味している。

葉面境界層の熱の拡散抵抗  $r_{ah}$  は，前章の第3節で示したように，風による強制対流の抵抗  $r_{ao}$  と葉一空気間の温度差に基づく自由対流の抵抗  $r_{ar}$  が並列につながっている (長谷場<sup>58)</sup>) とみなして

$$r_{ah} = \frac{r_{ao} r_{ar}}{r_{ao} + r_{ar}} \quad (2.5)$$

によって与えられた。 $r_{ao}$  と  $r_{ar}$  はともに，Monteith (1973)<sup>159)</sup> にしたがって，つぎのようにヌツセルト数  $Nu$  の関数として表わされた。

$$r_{ao} \text{ あるいは } r_{ar} = \frac{d}{\kappa Nu} \quad (2.6)$$

ここで  $\kappa$  は空気の温度伝導率 ( $\text{thermal diffusivity} = 0.215 \text{ cm}^2 \text{sec}^{-1}$ ) そして  $d$  は葉の風向方向の代表長である。またヌツセルト数は熱伝達理論から (1.7) 式と同様なつぎの式によって与えられる。

$$Nu = A Re^{1/2} Pr^{1/3} \quad (\text{強制対流}) \quad (2.7)$$

および

$$Nu = B Gr^{1/4} Pr^{1/4} \quad (\text{自由対流}) \quad (2.8)$$

ただし， $Re$  はレイノルズ数であって， $\nu$  を空気の動粘性係数 ( $=0.151 \text{ cm}^2 \text{sec}^{-1}$ ) そして  $u$  を風速とすると  $Re = ud/\nu$  である。さらに  $Pr$  はプラントル数 ( $=\nu/\kappa$ )， $Gr$  はグラスホッフ数そして  $A, B$  は経験定数である。

グラスホッフ数には湿度の効果を考慮した，Monteith<sup>159)</sup> のつぎの式が用いられた。

$$Gr = agd^3 |T_{vL} - T_{va}|/\nu^2 \quad (2.9)$$

ここで  $a$  は空気の温度膨張係数 ( $=1/273 \text{ }^{\circ}\text{C}^{-1}$ )， $g$  は重力の加速度 ( $=980 \text{ cm sec}^{-2}$ ) そして  $T_{vL}$  と  $T_{va}$  は葉と空気の仮温度 (virtual temperature) である。葉一空気間の仮温度の差はつぎの式からもとめられた。

$$T_{vL} - T_{va} = T_L - T_a + \frac{1-\delta}{p} \{e_s(T_L)(T_L + 273) - e_a(T_a + 273)\} \quad (2.10)$$

ただし  $\delta$  は水蒸気の乾燥空気に対する密度比 ( $=0.622$ ) であり,  $P$  は大気圧 ( $=1013$  mb) である。

水蒸気輸送に対する気孔拡散抵抗  $r_{sv}$  は前章の実験結果に基づいて, 光合成有効放射強度  $I_p$ , 葉—空気間の飽差  $VD$  および葉温  $T_L$  の関数として, つぎの式で与えられた。

$$r_{sv} = \{r_{s,\min} + (r_{s,\max} - r_{s,\min}) \exp(-\beta_p I_p)\} f(VD) f(T_L) \quad (2.11)$$

ただし,  $r_{s,\min}$ ,  $r_{s,\max}$  および  $\beta_p$  は (1.14) 式で示されたように, 葉温  $30^\circ\text{C}$  でかつ  $VD$  の影響のないときの最小気孔抵抗値, 最大気孔抵抗値そして  $r_{sv}$  の PAR 強度  $I_p$  依存性を特徴づける定数をそれぞれ表わす。また  $f(VD)$  と  $f(T_L)$  はそれぞれ  $r_{sv}$  に対する葉—空気間の水蒸気飽差  $VD$  および葉温  $T_L$  の影響を表わす無次元の関数である。 $f(VD)$  と  $f(T_L)$  は 1.19 図および 1.21 図に示されている関係に基づいて, それぞれつぎの式によって与えられた。

$$\left. \begin{aligned} f(VD) &= 1.0, \quad (VD \leq VD_*) \text{ のとき} \\ f(VD) &= 1.0 + \alpha_v (VD - VD_*), \quad (VD > VD_*) \end{aligned} \right\} \quad (2.12)$$

および

$$f(T_L) = 1.0 - \alpha_t (T_L - 30.0) \quad (2.13)$$

ここで  $VD_*$  は  $r_{sv}$  に対する飽差の影響が現われる  $VD$  の臨界値, そして  $\alpha_v$  と  $\alpha_t$  は  $r_{sv}$  と  $VD$  あるいは  $T_L$  との関係を表わすそれぞれの直線の勾配である。(2.11) 式では気孔抵抗に及ぼす葉の水ポテンシャルの影響は考慮されていないが, これは土壤水分不足をきたさないような条件下では, 気孔は葉の水ポテンシャルを介さないで直接的に大気湿度に反応するという仮説 (第 I 章 4 節の C) に基づいている。

水蒸気輸送に対する葉面境界層の拡散抵抗  $r_{av}$  は, つぎの Thom (1968)<sup>221)</sup> の式によって熱の拡散抵抗  $r_{ah}$  から求められた。

$$\left. \begin{aligned} r_{av} &= (\kappa/D_v)^{2/3} r_{ah} = 0.93 r_{ah}, \quad (\text{強制対流}) \\ r_{av} &= (\kappa/D_v)^{3/4} r_{ah} = 0.92 r_{ah}, \quad (\text{自由対流}) \end{aligned} \right\} \quad (2.14)$$

ただし  $D_v$  は水蒸気の分子拡散係数 ( $=0.242 \text{ cm}^2 \text{ sec}^{-1}$ ) である。

以上のことから明らかなように, このモデルでは葉温  $T_L$ , 蒸散  $E$  そして拡散抵抗  $r_a$ ,  $r_s$  は相互に依存している。各環境条件に対応したこれらの変数の値は, (2.1)~(2.14) の諸式を連立的に解くことによって得られる。これらの式は非線形項を含んでいるので解析的には解けないので, 反復収束法の一つの方法である Newton-Raphson 法<sup>104), 208)</sup> によって数値的に解くようにプログラム化された。

### 2.3 光合成

前節の葉面熱収支式より, 各環境条件に対応した葉温と拡散抵抗  $r_a$ ,  $r_s$  が与えられる。するとそれらを Gastra (1959)<sup>44)</sup> および Holmgren ら (1965)<sup>70)</sup> によって示された電気回路のオームの法則と相同な, つぎの  $\text{CO}_2$  輸送式に組込むことによって個葉のみかけ (net) の光合成速度  $P_n$  を求めることができる。

$$P_n = \frac{C_a - \Gamma}{\frac{1}{2}(r_{ac} + r_{sc}) + r_M} \quad (2.15)$$

ただし  $C_a$  と  $\Gamma$  は葉の周辺空気の  $\text{CO}_2$  濃度と光合成の  $\text{CO}_2$  補償点 ( $\text{g cm}^{-3}$ )，そして  $r_{ac}$ ， $r_{sc}$  および  $r_M$  はそれぞれ葉面境界層，気孔そして葉肉の二酸化炭素の輸送抵抗 ( $\text{sec cm}^{-1}$ ) である。

葉面境界層と気孔の  $\text{CO}_2$  拡散抵抗 ( $r_{ac}$  と  $r_{sc}$ ) は  $\text{CO}_2$  と水蒸気の分子拡散係数の比を用いて，水蒸気に対するそれらの値から第 I 章の (1.10) 式によってもとめられる。葉肉抵抗  $r_M$  は前章において説明されたように，葉肉細胞内での二酸化炭素の物理的な拡散抵抗  $r_m$ ，光合成の光化学反応に関係した光刺激抵抗  $r_e$  および暗反応に関係した炭酸固定抵抗  $r_c$  の和として，つぎの式で与えられる (Monteith<sup>158</sup>)，Jarvis<sup>108</sup>)，Chartier and Prioul<sup>25</sup>)。

$$r_M = r_m + r_c + r_e \quad (2.16)$$

$r_e$  は光強度によって，そして  $r_m + r_c$  は温度によって主として支配されることが明らかになっている<sup>45), 108), 158), 189)</sup>。このモデルでは  $r_M$  は前章で示された (1.17) 式と (1.18) 式を組合わせて，葉温  $T_L$  と PAR 強度 ( $I_p$ ) の関数としてつぎの式で表わすことにした。

$$r_M = \frac{\epsilon}{I_p - I_{pc}} + r_{M,\min} \{1 + C \exp(-k_r T_L)\} \quad (2.17)$$

但し， $r_{M,\min}$  は PAR 強度および葉温が十分に高いときの  $r_M$  の最小値， $I_{pc}$  は光合成の光補償点そして  $\epsilon$ ， $C$ ， $k_r$  は前章で説明された経験定数である。(2.16) 式との比較において，(2.17) 式の第 1 項は光刺激抵抗  $r_e$  を，そして第 2 項は  $r_m + r_c$  をそれぞれ表わしているとみなせる。

(2.15) 式の光合成の  $\text{CO}_2$  補償点  $\Gamma$  は，PAR 強度と葉温の関数であるが，光の影響はごく弱光域に限られている (第 I 章の 4.2 節 a) ことから，ここでは葉温のみの関数としてつぎの実験式を用いた。

$$\Gamma = \Gamma_{30} Q_{10g}^{(T_L - 30)/10} \quad (2.18)$$

ここで  $\Gamma_{30}$  は葉温が  $30^\circ\text{C}$  のときの  $\Gamma$  の値，そして  $Q_{10g}$  は  $\Gamma$  の温度係数である。

以上のようにして各抵抗および  $\Gamma$  を与えた場合，(2.15) 式は PAR 強度が光合成の光補償点 ( $I_{pc}$ ) 以上の範囲においてのみ有効である。PAR 強度がゼロのときの光合成速度  $P_n$  は暗呼吸速度  $R_d$  に等しくならなければならないが，このときの  $P_n$  はつぎのようにして与えられた。

$$P_n = R_d = R_{d30} Q_{10d}^{(T_L - 30)/10} \quad (I_p = I_{pc}) \quad (2.19)$$

ここで， $R_{d30}$  は葉温  $30^\circ\text{C}$  のときの暗呼吸速度 ( $\text{g CO}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ sec}^{-1}$ )，そして  $Q_{10d}$  は暗呼吸の温度係数である。(2.15) 式と (2.17) 式から，光—光合成曲線の光補償点での勾配は  $(C_a - \Gamma)/\epsilon$  となるが，この勾配が PAR 強度ゼロの点まで延長できるものとする，光合成の光補償点 ( $I_{pc}$ ) は，

$$I_{pc} = R_d \cot \left( \frac{C_a - \Gamma}{\epsilon} \right) \quad (2.20)$$

によって与えられる。

#### 2.4 シミュレーションに使用されたパラメータ値

(2.1) 式から (2.20) 式までの諸式によって，作物個葉の葉温，蒸散そして光合成を気象環境との関連において評価することが可能である。この場合モデルに関与する生理学的あるいは物理学的な諸パラメータが対象葉について適切に与えられなければならない。こ

Table 2.1. Values of parameters used for the numerical simulation of leaf temperature, transpiration and net photosynthesis of rice, cucumber and sunflower leaves under various environmental conditions, in C.G.S. unit.

parameter	explanation	values		
		rice	sunflower	cucumber
$A$	constant for Nusselt number in forced convection	0.8	0.9	0.9
$\alpha_t$	parameter for temperature dependence of $r_s$	0.0	0.025	0.025
$\alpha_v$	parameter for humidity dependence of $r_s$	0.04	0.045	0.033
$B$	constant for Nusselt number in free convection	0.42	0.42	0.42*
$\beta_p$	parameter for PAR dependence of $r_s$ ( $\times 10^2 \text{ cal}^{-1} \text{ cm}^{-2} \text{ sec}$ )	18.1	15.4	12.6
$C$	parameter for temperature dependence of $r_M$	107	104	145
$d$	characteristic leaf width (cm)	0.9	15.8	15.8
$\epsilon$	parameter for PAR dependence of $r_M$ ( $\times 10^{-2} \text{ cal cm}^{-3}$ )	0.89	0.89	1.40
$\Gamma_{30}$	compensation $\text{CO}_2$ concentration at 30 °C ( $\times 10^{-8} \text{ gCO}_2 \text{ cm}^{-3}$ )	8.6	10.1	10.1
$k_r$	parameter for temperature dependence of $r_M$ ( $^{\circ}\text{C}^{-1}$ )	0.23	0.24	0.21
$m$	leaf absorptivity to shortwave radiation	0.5	0.5	0.5**
$Q_{10d}$	temperature coeff. of dark respiration	2.0	2.0	2.0
$Q_{10g}$	temperature coeff. of $\Gamma$	1.62	1.67	1.63
$R_{d30}$	dark respiration rate at 30 °C ( $\times 10^{-9} \text{ gCO}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ sec}^{-1}$ )	12.0	12.0	12.0
$r_{M,\min}$	minimum mesophyll resistance ( $\text{sec cm}^{-1}$ )	1.6	1.0	1.0
$r_{s,\max}$	maximum stomatal resistance ( $\text{sec cm}^{-1}$ )	45	22	22
$r_{s,\min}$	minimum stomatal resistance ( $\text{sec cm}^{-1}$ )	1.7	1.8	3.5
$VD_*$	threshold value of $VD$ affecting $r_s$ (mb)	15	17	18

\* quoted from Takechi (1968)<sup>210</sup> and \*\* from Monteith (1973)<sup>158</sup>

のようなパラメータの値の大部分は、前章において水稻、ヒマワリおよびキュウリの葉について実験的に推定されており、その他のものは関連する文献から引用して使用した。実験的に推定した各パラメータの値を基にし、シミュレーション結果と実測値の比較を通じて、最終的に決定された各作物の葉についての各パラメータの値が2.1表に示されている。これらのパラメータの値は前章の実験データの範囲には含まれるものである。

シミュレーションは大気中の  $\text{CO}_2$  濃度が 330 ppm で、全短波放射に占める PAR の割合が43%の場合についてなされた。

### 3. モデルによるシミュレーションの結果

前節で説明したモデルとパラメータの値を用いて、水稻、キュウリおよびヒマワリの個葉の葉温、蒸散および光合成と気象環境との関係についての数値シミュレーションを行った。以下の論議が散漫になることを防ぐため、細葉で葉面境界層の抵抗が小さくかつ気孔抵抗も小さい水稻の葉と、広葉で境界層抵抗が大きくしかも気孔抵抗も大きい葉肉抵抗の小さいキュウリの葉についてのみシミュレーション結果を示し、両葉を対比させながらシミュレーション結果の検討を行うことにする。

#### 3.1 光、気温条件と葉温、蒸散および光合成



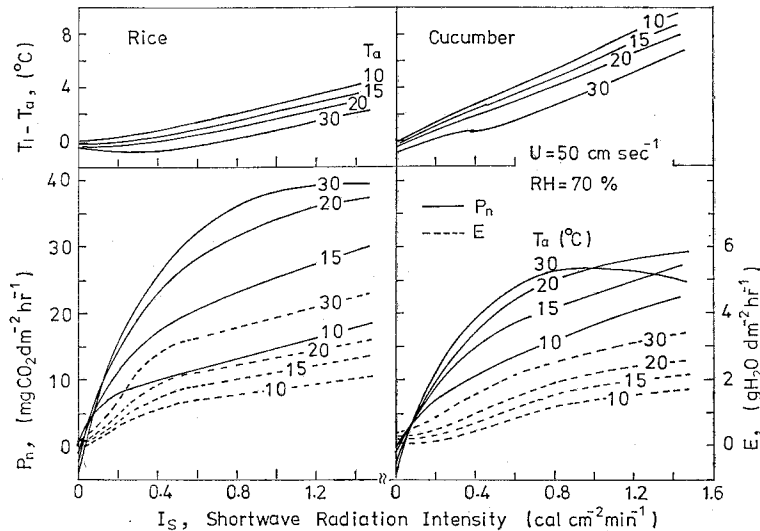


Fig. 2.1. Simulated relationships between leaf temperature ( $T_L$ ), net photosynthesis ( $P_n$ ) and transpiration ( $E$ ), and shortwave radiation intensity ( $I_s$ ) for different air temperature conditions ( $T_a$ ) in rice (left) and cucumber (right) leaves (Horie<sup>78),<sup>81</sup>). Air temperature ( $T_a$ ) is denoted with the numeral on each curve. Other external conditions were 70% in relative humidity, 50 cm sec<sup>-1</sup> in wind speed, 330 ppm in CO<sub>2</sub> concentration and 43% in fraction of PAR to shortwave radiation.</sup>

水稻とキュウリの葉の葉温，蒸散および光合成速度と気温，光条件との関係についてのシミュレーションの結果が，全短波放射強度を横軸にとって2.1図に示されている。同図は風速が50 cm sec<sup>-1</sup>で相対湿度が70%の条件に対応するものである。水稻，キュウリの葉とも暗黒下の葉温は気温よりわずかに低い。放射強度を高めるにつれて，葉温は最初は減少するかあるいはごくわずかに増加しないが，ある一定の放射強度以上になると葉温は放射に比例して直線的に増加する。このような葉温の変化パターンは第I章の実験結果(1.14, 1.15図)においても見られたことであり，また屋外の水稻の葉でも観測されている(伊藤，長谷場<sup>85</sup>)ことであるが，シミュレーション結果でもこのことが再現された。放射強度の増加にともなう現われるこのような葉温の変化パターンは弱光域で光強度につれて気孔が開くこと(第I章の4のC)と関係している。

2.1図のシミュレーション結果より，両作物の葉とも葉一気温差は気温が低いほど大きくなるのがわかる。これは飽和水蒸気圧力曲線の傾度が低温下ほど小さいことを反映して現われたものである。また強光条件下のキュウリの葉温は水稻のそれより2倍以上高いが，これは広葉であるキュウリの葉は境界層の熱輸送抵抗 $r_{ah}$ が大きいことに加え気孔抵抗 $r_s$ も大きいためである。このことは同一気象環境下において蒸散速度は水稻の葉が常にキュウリの葉を上まわっていることから明らかである。

蒸散速度は両作物の葉とも，弱光域では急激にそして強光域では緩かに，放射の増加とともに増加することがわかった。放射強度の増加にともなうこのような蒸散の変化パターンは，弱光域では気孔が開くことそして強光域では蒸散は専ら葉温の上昇を通じて増加す

ることから生じたものである。

光—光合成曲線は高温下では飽和型ないしは最適値型（キュウリ葉）になり、低温下では不飽和型になることがモデルより予測された。低温下で光—光合成曲線が不飽和型になるのは、光合成の光化学反応は光飽和しているにもかかわらず、光の増加によって葉温が高まって、 $r_M$  のうちの葉肉細胞内での二酸化炭素の拡散抵抗と炭酸固定抵抗の和 ( $r_m + r_c$ ) が減少するためと考えられる。一方高温下では  $r_m + r_c$  は最小値に近い値になっており、光強度の増加に伴う葉温の上昇は  $r_m + r_c$  を顕著に減少させないのみならず、光合成の  $\text{CO}_2$  補償点  $\Gamma$  の増大と、葉—空気間の水蒸気飽差を増大して気孔抵抗  $r_s$  を大きくする方向に作用し、飽和型ないしは最適値型の光—光合成曲線をもたらすものと考えられる。

キュウリの葉では  $r_M$  にくらべて  $r_s$  が大きく (1.2表)，その光合成速度に対する  $r_s$  の役割が大きい。このため環境条件が  $r_s$  に及ぼす影響は直接的に光合成速度に反映して、キュウリの葉の高温条件下での光—光合成曲線が最適値型になったものと考えられる。シミュレーション結果にみられるような最適値型の光—光合成曲線は、岩切・稲山 (1975)<sup>106)</sup> のキュウリの葉の光合成の測定結果にもみられる。

2.1 図のシミュレーション結果において、高温・強光条件下では水稻の葉の光合成速度がキュウリのそれに勝っており、これは実験結果 (1.14, 1.15図) ととも一致している。このようにキュウリの葉の光合成能が水稻のそれより劣るのは、キュウリの葉では  $r_M$  は小さいにもかかわらず、 $r_s$  と  $r_a$  の両者が大きいためである。

2.2 図には、2.1 図に示されたシミュレーション結果が気温を横軸にとって示されている。すでに述べたように葉温と気温の差は光強度が高いほど、また気温が低いほど大きくなる。このことは2.2 図からも明確に認められる。水稻およびキュウリの葉とも気温—光合成曲線はすべての光強度下とも、最適値型の曲線となるが、光が弱いと温度の影響は小

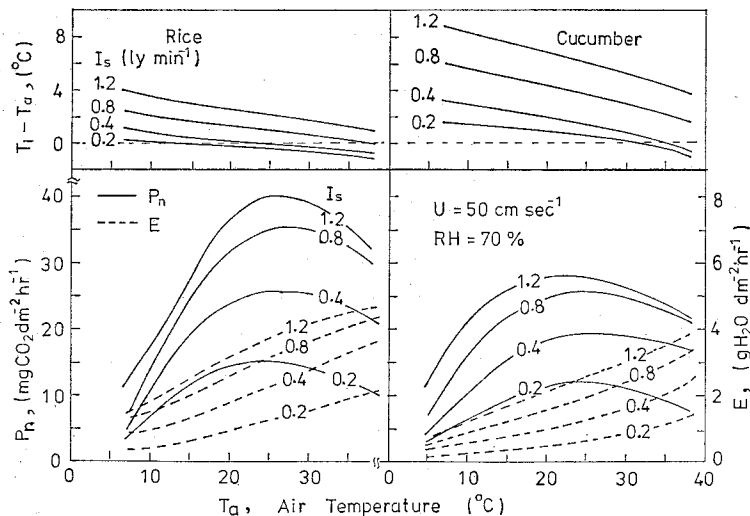


Fig. 2.2. Same as Fig. 2.1, but abscissa with air temperature. Numerals on the curves denote shortwave radiation intensity ( $\text{cal cm}^{-2} \text{min}^{-1}$ ).

さく，光が強いほど温度の影響が顕著になってくる。シミュレーション結果にみられたこのような光合成速度と光および温度条件との間の一般的関係は Gaastra(1959, 1963)<sup>44), 45)</sup>の実験結果とも一致している。

光合成の最適気温は光強度の増加とともに高温側に移行することが，水稻の葉についてのシミュレーション結果に見られる。一方キュウリの葉ではある光強度までは光合成の最適気温は高温側に移行するが，それ以上になると光強度の増加につれて最適気温が若干低下することが見られた。このようなキュウリの葉の高温，強光強度下での最適気温の低下現象は，すでに述べたように，葉温が過度に上昇して葉-空気間の飽差が大きくなって気孔が閉じるためである。

2.2図において，水稻の葉の方がキュウリの葉よりも低温域で光合成が急激に低下することが認められる。シミュレーション結果がこうになったのはつぎのような理由による。第1に水稻の葉に比べて  $r_a, r_s$  の大きいキュウリの葉の方が同一気温下でも，光合成が行なわれる場の温度である葉温が著るしく高いこと。第2に，葉肉抵抗  $r_m$  は (2.17)式に示されるように葉温の低下につれて指数関数的に増加するが， $r_m$  の光合成反応の全抵抗に占める比はキュウリの葉に比べて  $r_a, r_s$  が小さく  $r_m$  の大きい水稻の葉の方が大きいので， $r_m$  の温度依存性が水稻の葉ではより直接的に光合成に反映すること，の二つの理由による。

以上要するに，低温下での光合成の温度依存性を最も強く支配している要因は光合成の

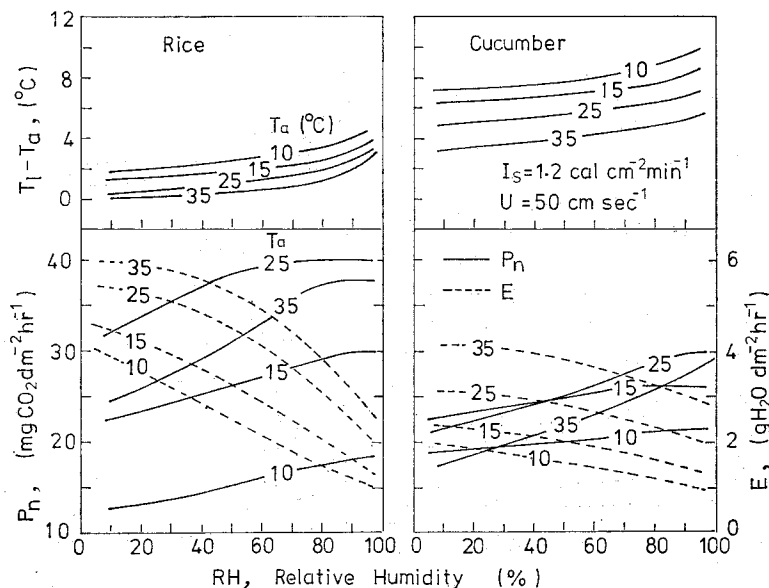


Fig. 2.3. Simulation results on leaf temperature ( $T_L$ ) net photosynthesis ( $P_n$ ) and transpiration ( $E$ ) of rice and cucumber leaves in relation to air temperature ( $T_a$ ) and relative humidity ( $RH$ ). Air temperature ( $T_a$ ) is denoted with the numeral on each curve. Shortwave radiation intensity was  $1.2 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$  and other environmental conditions were same as in Fig. 2.1.

暗反応の速度であるが、 $r_a$ ,  $r_s$  の大きいキュウリの葉ではそれ等の抵抗が外界の温度変化の影響を緩和する方向に作用するのに対し、 $r_a$ ,  $r_s$  の小さい水稻の葉では暗反応過程がよりむき出しにされた形で温度変化に対応していることがモデルシミュレーションの結果より考えられる。

### 3.2 気温、湿度条件と葉温、蒸散および光合成

気温、湿度条件と水稻およびキュウリの葉の葉温、光合成および蒸散速度との関係のシミュレーション結果が2.3図に示されている。同図は全短波放射強度  $1.2 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$  そして風速  $50 \text{ cm sec}^{-1}$  の条件に対応するものである。両作物の葉ともすべての気温条件下において、湿度の低下につれて葉温が低下し、かつ蒸散は増加するが、それらの変化の度合は高湿度域において大きく、低湿度域では小さくなることがわかった。これは湿度が低下して葉-空気間の飽差  $VD$  がある値以上になると気孔抵抗  $r_s$  が  $VD$  に比例して大きくなることを反映している。

空気中の湿度がある一定値以下になると、湿度の低下につれて水稻とキュウリの葉の光合成は低下するが、この傾向は高気温下ほど顕著であることが2.3図において見られる。高気温下で湿度の低下によって光合成速度が低下するのは、すでに述べられたように  $VD$  が増加して  $r_s$  が大きくなるためである。低気温下では湿度-蒸散関係が直線であることから明かなように、 $VD$  は  $r_s$  を増大させるほどには大きくならない。したがって低気温下で湿度の低下によって光合成が低下するのは  $r_s$  の増加に主因があるのではなく、湿度が低下して葉温が下り、そのために葉肉抵抗が大きくなるためである。このように湿度低下

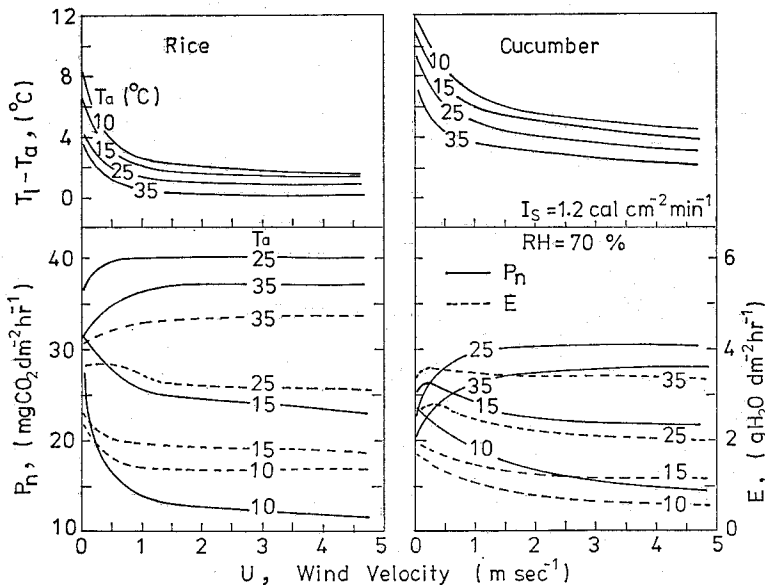


Fig. 2.4. Simulation results on leaf temperature ( $T_L$ ), net photosynthesis ( $P_n$ ) and transpiration ( $E$ ) of rice and cucumber leaves in relation to wind speed ( $U$ ) and air temperature ( $T_a$ ).  $T_a$  is denoted with the numeral on each curve. Shortwave radiation intensity was  $1.2 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$  and other conditions were same as in Fig. 2.1.

にともなう光合成の低下現象には，高温条件下と低温条件下では全く異なった機構が関与していることがモデルシミュレーションの結果から示唆された。

### 3.3 気温，風速条件と葉温，蒸散および光合成

気温，風速条件と水稻，キュウリの葉の葉温，蒸散および光合成速度との関係のシミュレーション結果は2.4図に示すようであった。同図は全短波放射強度 $1.2 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ そして相対湿度70%の条件に対応するものである。両作物の葉とも風速の増加につれて葉温は指数曲線状に低下するが，この場合葉面境界層の抵抗の大きいキュウリの葉の方が水稻の葉よりも葉温は緩かに低下した。

両作物の葉とも光合成速度は，光合成の適温以上の温度域では風速とともに増加し，適温以下では逆に風速とともに減少することがわかった。光合成ほど顕著ではないが，同様な傾向が蒸散においてもみられた。高気温下で風速とともに光合成が高まるのは，葉面境界層の抵抗  $r_a$  が風速とともに減少して葉と周辺空気間の  $\text{CO}_2$  交換が促進されることと，葉温の過度の上昇が抑制されることの二つによるものである。一方低気温下で光合成が風速とともに低下するのは，葉温が低下して葉肉抵抗  $r_m$  が大きくなるためである。

高気温下での風による光合成促進作用は，葉が大きくて  $r_a$  の大きいキュウリの葉において特に顕著であった。一方低気温下で風による光合成の抑制作用は水稻の葉の方がキュウリの葉よりも顕著であった。キュウリの葉で低温下の風による光合成抑制作用が小さいのは， $r_a$  が大きいために風によって  $r_a$  が減少して光合成を促進する作用と，葉温を低下させて光合成を抑制する作用が拮抗するためと考えられる。

矢吹・宮川 (1970)<sup>269)</sup> は作物の葉の光合成は風速とともに増加することを実験的に示しているが，本シミュレーションの結果では風は気温条件如何によっては，光合成に対して正負両様に作用することがわかった。

### 3.4 シミュレーション結果と実測値の比較

以上の数値シミュレーションの結果から，複合気象環境下における作物の個葉の光合成と蒸散作用の多様な実態とそれを生じさせている機作が明らかになった。しかし，それはあくまでもモデルによる数値シミュレーションから予測されたものであり，モデルはすでに述べたように，実際の複雑な過程を単純化，パラメータ化して導かれたものである。本節ではシミュレーションの結果と実測値とを比較して，光合成と蒸散過程のモデル化が適切であり，また採用されたパラメータの値が妥当であるか否かについての検討を行なう。

シミュレーション結果との比較に用いられた，水稻とキュウリの個葉の葉温，蒸散および光合成速度の測定値は同化箱法によって得られたものである。このための実験材料および方法については第I章の4.1節ですでに説明した。ただし風速と光合成，蒸散についてのシミュレーション結果に対する実験的な検証は，実験施設がないために行われていない。

2.5図から2.8図に，種々に異なる光，気温および湿度条件下のキュウリの葉と水稻の葉の葉温および光合成，蒸散特性の測定値と，それに対応するシミュレーション結果が対比されている。両作物の葉の葉温，蒸散および光合成の実測値とそれに対応するシミュレーション値は，絶対値において幾分隔たっている例もみられるが，すべての場合ともモデルは，各気象環境に対するそれらの変化パターンをかなり良く説明しているとみなすことができる。

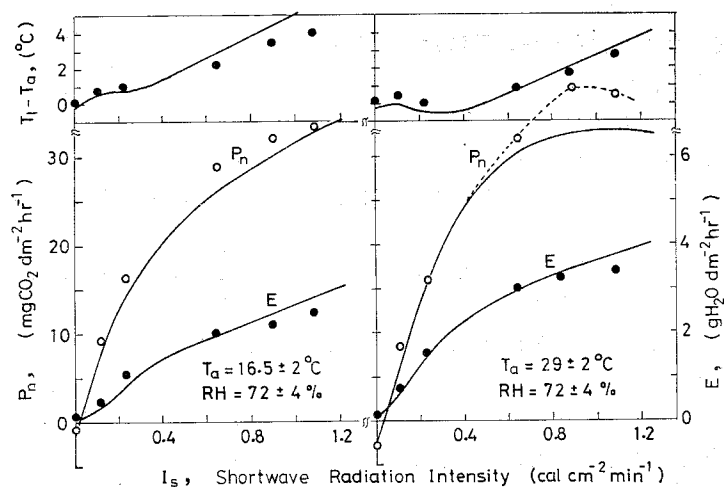


Fig. 2.5. Comparisons between the simulation and the measurements in leaf temperature ( $T_L$ ) net photosynthesis ( $P_n$ ) and transpiration ( $E$ ) of a rice leaf for different radiation and air temperature ( $T_a$ ) conditions (Horie<sup>81</sup>). Left at low ( $16.5^\circ\text{C}$ ) and right at high ( $29^\circ\text{C}$ ) air temperatures. Circles denote measurements and solid curves the simulations.

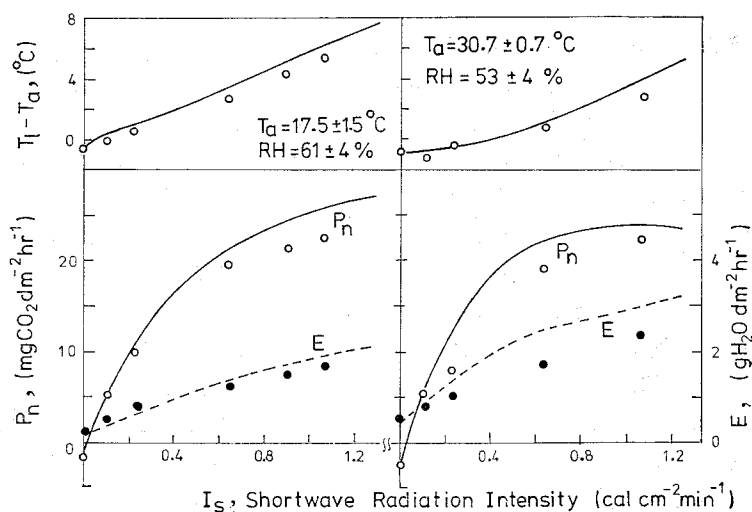


Fig. 2.6. Same comparison as Fig. 2.5, but for a cucumber leaf.

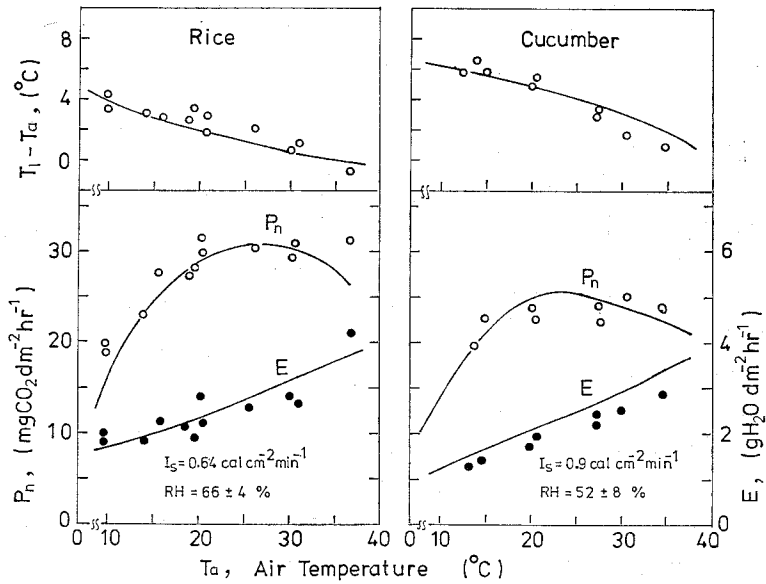


Fig. 2.7. Comparisons between the simulation and the measurements of the influence of air temperature on leaf temperature ( $T_L$ ), transpiration ( $E$ ) and net photosynthesis ( $P_n$ ) of rice and cucumber leaves.

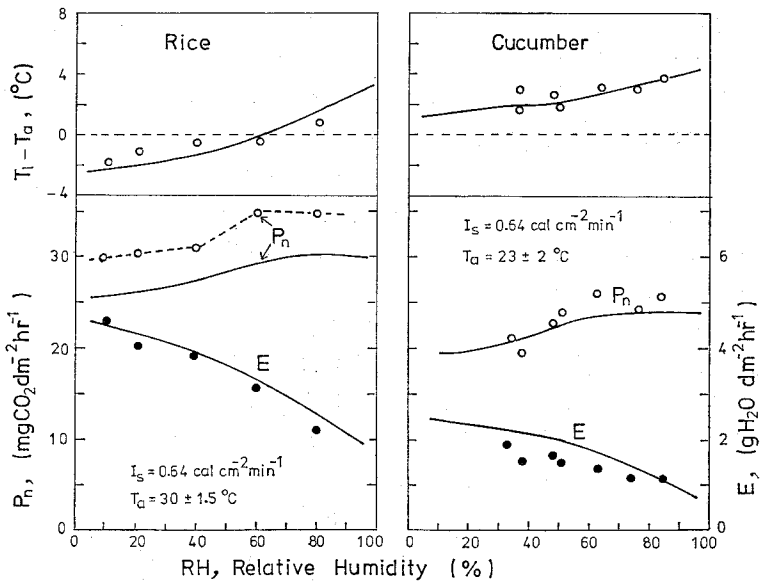


Fig. 2.8. Comparisons between the simulation and the measurements of the influence of ambient humidity on leaf temperature ( $T_L$ ), transpiration ( $E$ ) and net photosynthesis ( $P_n$ ) of rice and cucumber leaves.

以上のことから、ここに提出した作物の個葉の葉温、蒸散および光合成のモデルと、水稻およびキュウリの葉についてのパラメータの値は、限られた本実験のデータの範囲内においてではあるが、実測値と比較して妥当と考えられる。

#### 4. 考察

作物の葉温と気温の差は条件によっては $10^{\circ}\text{C}$ 近くにも達することがモデルシミュレーションより示されたが、このように大きい葉一気温差は実際にも観測<sup>29), 211)</sup>されている。しかも作物の葉の生理代謝は気温よりも葉温によって直接的な影響を受けることから、葉温の測定とその成立過程の解析には多大の関心が払われてきている<sup>29), 49), 130), 209), 210), 211)</sup>。ここに提出されたモデルによる葉温の予測値は本研究のデータの範囲内ではほぼ妥当なことが示されたが、他の研究者によって測定された値と若干の比較検討を行なってみる。

Linacre (1964)<sup>130)</sup> はそれまでに発表された文献から、野外の強日射条件下での種々の植物の葉温の測定データを整理して、つぎのような興味ある事を見出した。すなわち葉温と気温との関係をプロットすると、測定条件あるいは対象葉の違いにかかわらず、両者は気温 $35^{\circ}\text{C}$ 付近で等しくなり、それ以下の気温では葉温は気温より高くなり、それ以上の気温では葉温は気温より低くなることを見出した。Drake ら (1970)<sup>29)</sup> もオナモミ (*Xanthium*) の葉についての室内実験から、 $1.25 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$  の強光条件下でも気温約  $35^{\circ}\text{C}$  付近で、湿度、風速条件にかかわらず葉一気温差の大小関係が逆転することを報告している。さらに伊藤・長谷場 (1975)<sup>95)</sup> も屋外にポット栽培された水稻の強日射、高気温条件下の葉温は気温よりも幾分低いことを報告している。

本シミュレーションの結果では2.2図にみられるように、水稻とキュウリの両葉とも放射強度が低いときには高気温下の葉温は気温より低くなるが、放射が強いときには $35^{\circ}\text{C}$ 以上の気温下でも葉温は気温より若干高く、以上の文献に見られる測定結果とは幾分くい違っている。ここで注意しなければならないことは、本シミュレーションでは放射強度は葉面上の強度を意味するのに対し、圃場でのそれは水平に置かれた日射計による測定値を指している。第III章で示されるように、圃場栽培作物の傾いた葉の葉面上の放射強度は、日射計で測定される放射の水平面強度よりもかなり低くなっている。以上のことから圃場で測定された葉温とシミュレーション結果の比較は第IV章で行なうことにして、ここでは本シミュレーションと同一条件下で測定された Drake ら (1970) のデータについてのみ検討を行なうことにする。

Darke らは強光下であっても気温が  $35^{\circ}\text{C}$  を越えるとオナモミの葉温が気温より低くなるのは、高温下で気孔抵抗  $r_s$  が温度の上昇とともに低下して蒸散が盛んになるためであると結論している。すでに述べたように温度の上昇につれて  $r_s$  が減少することがいくつかの植物で見つかっており<sup>180), 194), 234)</sup>、本実験のキュウリとヒマワリの葉でもこのことが見られた(1.21図)。しかしながら本実験のすべての作物の葉とも、葉一空気間の飽差  $VD$  の増加について  $r_s$  が大きくなり、そのため温度上昇による  $r_s$  の減少とそれによってもなって  $VD$  が増加することによる  $r_s$  の増大が拮抗して、温度の上昇は蒸散を顕著に増して葉温の低下もたらずには致らない、というのが本数値シミュレーションの結論である。 $VD$  の増加によって  $r_s$  が大きくなることは多くの植物について認められている。<sup>7), 53), 101),</sup>



いずれにしても、気温 $35^{\circ}\text{C}$ 以上の高温域において、 $r_s$ が $VD$ あるいは気温とどのような関係にあり、それが葉温、蒸散そして光合成にどのように関与しているかに関しては、より掘下げた実験的研究が必要である。

本シミュレーションにおいて指摘したい最も重要な点は、作物の個葉の光合成と蒸散の気象環境に対する反応は実に多様であり、実験的方法によってそれらに対する気象の影響を評価する場合、このことを常に念頭に置かなければならないということである。例えば2.1図のシミュレーション結果に見られるように、光合成に及ぼす光強度の影響を調べる目的で、他の気象条件を一定に保って光強度のみを変化させても、そこには光の増加にともなう葉温上昇の効果や、またそれに伴う葉-空気間の飽差の影響が必然的に加わってくる。その結果、光-光合成曲線は環境条件によって多様な形態をとるようになる。

このような光合成の環境条件に対する反応の多様性は、光合成過程に関与する各抵抗 $r_a$ ,  $r_s$ ,  $r_m$ の環境条件に対する反応の方向が同一でなく、ときによっては逆方向であったりすることからきている。また気象環境に対する光合成の反応の種間差は、 $r_a$ ,  $r_s$ ,  $r_m$ の環境依存性の差異に加えて、それらの大小関係の種間差にもよるところが大きいことが本シミュレーションからわかった。

モデル化とシミュレーションは、以上のような光合成および蒸散と環境条件との関係、あるいはその種間差の複雑にして多様な現象に対する論理的な説明あるいは予測を行なうための一つの有効な手段である。本章において提出した作物の個葉の光合成および蒸散と気象環境との関係に関するモデルは、第I章の実験的研究結果とこれまでの知見を総合化すればその論理的帰結として、光合成および蒸散作用と環境条件との関係はかようになるということを示すものである。高温、強光条件下での葉温のシミュレーション結果には若干の問題があるものの、限られた本実験のデータの範囲内ではあるが、モデルによるシミュレーション結果は実測値と比較してほぼ妥当なものであることがわかった。

今後はより広範な実験的研究結果との比較検討を行なってモデルをチェックし、再現性のある実験結果に照らしてモデルの不都合な点は順次改善していくことが必要である。このような研究の繰り返しこそが、気象と作物の物質生産との間の多様な現象に対する論理的な説明あるいは予測を可能にする道程であると考えられる。

最後に、本モデルでは取り扱われなかったが、気象と作物の個葉の光合成との関係に重要な影響を及ぼす、作物の葉の環境に対する適応の問題に若干ふれることにする。すなわち本モデルは短時間の気象環境の変化に対する作物の個葉の光合成と蒸散の反応を対象としているが、作物の光合成、蒸散はこのような短い時間スケールでの反応の他に、気象環境に対する適応あるいは前歴効果として知られている長い時間スケールでの反応をもっていることが明らかになっている。すなわち、葉が生育したときの光環境(村田<sup>164)</sup>, Björkman and Holmgren<sup>14)</sup>, 玖村<sup>123)</sup>)や温度環境(Raschke<sup>180)</sup>, Ludlow and Wilson<sup>183)</sup>)によって作物の葉の光合成、蒸散あるいは葉内拡散抵抗は顕著に影響される。

Ludlow and Wilson (1971)<sup>183)</sup>は数種の作物の葉について、その温度-光合成関係は葉の生育したときの温度条件に著るしく影響されるが、この場合気孔抵抗と葉肉抵抗の両者が生育温度の影響を受けていることを示した。さらに彼等はこの温度の前歴効果は新しい温度環境に15時間なじませることによって消滅することも示した。つまり温度に対する適応の時間スケールは1日弱と考えることができる。一方光環境に対する適応の時間スケール

ルは、上述の文献に示されている結果から、1週間前後と考えられる。

このような気象の前歴効果ないしは気象への適応の問題を考慮した作物の葉の光合成および蒸散と気象との関係のモデルを導くには、現在のところあまりにもデータが不足しており、かつその機構もほとんど分っていない。この作物の葉の長期的な気象適応ないしは気象の前歴効果に関する問題は、気象と作物の物質生産および生長に関する研究分野において、今後なされなければならない重要な研究課題と考えられる。

気象に対する作物の葉の光合成機能の適応あるいは気象の前歴効果が、実際の圃場での作物の生長にどのような影響を及ぼしているかについては本論文の第 VI 章で若干の考察を行なう。

## 5. 要約

作物の葉の光合成、蒸散作用を葉と周辺空気間の  $\text{CO}_2$  あるいは水蒸気の交換過程としてとらえ、それらの過程に関与する葉内外のガス拡散抵抗と気象要素との関係についての前章の実験結果を基礎にして、複合的な気象環境下の作物の個葉の葉温、蒸散そして光合成を評価するモデルを導いた。このモデルを葉の形状やガス拡散抵抗が著るしく異なる水稻とキュウリの葉に適用して、これら葉の生理作用と気象環境との関係についての数値シミュレーションを行なうと、つぎのようなことが明らかになった。

(1) 両作物の葉とも葉温は光強度の増加につれて、最初は緩やかにそしてある一定の光強度以上では光強度に比例して直線的に上昇することがわかった。弱光域で葉温の上昇が緩かなのは、気孔が開いて蒸散が盛んになるためである。両作物の葉とも葉温と気温の差は気温が低いほど大きかった。強光条件下ではキュウリの葉—気温差は水稻葉のその約 2 倍であった。

(2) 光—光合成曲線は低気温条件下では不飽和型、適気温下では飽和型に、そして気温が適温以上に高かつ湿度が低いときには最適値型になることが予測された。光—光合成曲線が低気温下で不飽和型になるのは、光強度が増すにつれて葉温が上昇して葉肉抵抗  $r_M$  が小さくなるためであり、高温・低湿度下で最適値型になるのは光が増すにつれて葉温が上昇して葉—空気間の水蒸気飽差  $VD$  が高まって気孔抵抗  $r_s$  が大きくなることを反映している。

(3) 両作物の葉とも湿度の低下につれて光合成速度が減少したが、その減少程度は気温が高いほど大きかった。これは高温低湿度下では  $VD$  が増大して気孔が閉じるためであり、一方低気温下では湿度の低下とともに葉温が下って、 $r_M$  が大きくなることによるものである。

(4) 両作物の葉とも光合成の適温以上では光合成は風速が増すにつれて高まり、適温以下では逆に風速とともに減少した。高気温下で風によって光合成が促進されるのは、葉面境界層の抵抗が小さくなることと葉温の過度の上昇が抑えられることによるものであり、一方低気温下で風によって光合成が抑制されるのは葉温が低下して  $r_M$  が大きくなるためである。

(5) キュウリ、水稻の葉の葉温、蒸散および光合成の数値シミュレーションの結果を、同化箱法によって種々に異なる光強度および温・湿度条件下で測定したデータと比較した。さらにこれらのシミュレーション結果は既往の結果とも比較検討された。高温・高光

強度下の葉温のシミュレーション値が実測値を幾分上まわることを除いては，モデルによる作物の個葉の葉温，蒸散および光合成と気象環境との関係の予測結果は，これらの実測データと比較してほぼ妥当と判断された。

### III 日射および群落構造と作物個体群の光合成

#### 1. はじめに

実際の圃場のように作物が群落として集団で存在する場合の個体群の光合成は，前章までにおいて示された孤立した個葉の場合とは大きく異なっている。それは作物が集団で存在すること自体によって，外界とは異なった微気象環境を形成しているからである。この場合においても，群落を構成する個々の葉はそのごく周辺の気象環境との間で， $\text{CO}_2$  や水蒸気あるいはエネルギーの交換を行なって光合成や蒸散作用を営んでいる。このような群落を構成する個々の葉の光合成と蒸散作用の積重なりが群落全体の光合成や蒸散に他ならない。このような作物個体群の光合成を成立せしめている要素間の相互関係を明らかにし，かつ外部気象環境の変化に対して群落の光合成がどのように反応するかについての論理的な説明ないしは予測を可能にすることは，農業気象のみならず作物栽培の重要な基礎をなすものと考えられる。

群落を構成する個々の葉の光合成速度を積上げて，群落全体の光合成量を評価するモデルを最初に提出したのは Boysen Jensen (1932)<sup>17)</sup> の研究の流れを汲む Monsi und Saeki (1953)<sup>155)</sup> であった。彼等は中性植物群落において，群落による逆作用が最も大きくかつ光合成に対しても支配的な影響を及ぼす光要因に着目し，群落の幾何学的構造と葉面積指数との関連において群落光合成をとらえることに成功した。この光要因と群落光合成に関する Monsi und Saeki (1953)<sup>155)</sup> のモデルは，その後 Saeki (1960)<sup>188)</sup>，黒岩・門司 (1963)<sup>127)</sup>，de Wit (1965)<sup>264)</sup>，Duncan ら (1967)<sup>30)</sup>，黒岩 (1968)<sup>125)</sup>，Isobe (1969)<sup>102)</sup>，Ross and Bikhele (1969)<sup>186)</sup>，Anderson (1970)<sup>4)</sup>，Fukai and Loomis (1976)<sup>42)</sup>，Kuroiwa (1978)<sup>126)</sup> らによって理論的な検討，改良が加えられ，また栽培学的な立場からも実験的に種々の検討がなされてきている。<sup>19), 121), 122), 136), 164), 220), 260)</sup> 筆者もこの問題が活発に研究されていた1960年代半ばより実験的，理論的な研究を進めてきた<sup>73), 75)</sup>。以上のような理論的，実験的研究を経て，光要因と群落光合成に関するモデルは今日では理論として定着したと考えられる。

この光要因，群落構造および葉面積指数と群落光合成のモデルは，本論文の第IV章の群落微気象と光合成，そして第VI章のヒマワリ個体群の生長モデルにおいても基本的に重要な役割を果たしている。このため本章では，上に説明したこれまでの研究結果に依拠し，さらに群落上に到達する日射の各成分間の相互関係，群落の幾何学的構造そして群落内の放射の派生散乱等について若干の実験的，解析的な検討を行なう。このような検討結果に基づいて，これまでのモデルよりもより実際に近いような条件下で，日射，群落構造および葉面積指数と群落光合成との関係の数値計算を行なって得られたいくつかの基本的なことがらについて説明する。

#### 2. 全短波，直達・散乱短波放射および光合成有効放射の相互関係

太陽放射は圃場作物の光合成のエネルギー源であって、群落光合成に対して支配的な影響を及ぼしている。作物個体群の光合成は、全短波太陽放射中に占める光合成有効放射 (PAR) の割合のみならず、直達、散乱光比率によっても大きく影響されることが明らかになっている<sup>76), 122), 125), 220), 264)</sup>。しかしながら一般に利用可能な日射の測定データは全短波放射に関するものであって、気象と群落光合成との関係のモデル化にあたっては、直達、散乱光比率あるいは光合成有効放射の割合は、全短波放射の測定値から推定する必要がある。この推定式を導く目的で、東京西ヶ原において全短波、直達・散乱短波放射および光合成有効放射の測定を行なった。

## 2.1 放射の測定方法

全短波および直達、散乱短波放射の測定には、Moll-Gorczynski 型の日射計 (英弘精機製) が 2 台使用された。このうちの 1 台は幅 4 cm の鉄製の円形バンドで直達太陽放射を遮蔽した状態で使用した。遮蔽バンドの半径は 37 cm で、太陽が日射計からみて常に遮蔽バンド上を通るように、バンドの角度および方位を 3~4 日間隔で調整した。もう 1 台の日射計はそのまま太陽光にさらして、全短波放射の測定に使用した。直達光を遮蔽した日射計と遮蔽しない日射計の出力差から、直達、散乱短波放射強度が計算により求められた。

光合成有効放射の測定には光合成有効放射計 (東芝, PSZ1 型) を使用した。この放射計による光合成有効放射の測定原理はすでに Uchijima (1968)<sup>238)</sup> によって説明されているが、フィルターによって波長域 380~710 nm の放射のみを検出して測定できるようになっている。

各放射計からの出力はすべて電子管式の記録計に接続して、連続自動記録された。放射の測定は 1971 年に東京西ヶ原で、夏作物の主要な生育期間である 7, 8 月の 2 カ月間行なった。

## 2.2 結果および考察

東京における 1971 年の 7, 8 月の全短波放射の日量と散乱短波放射の日量の関係の測定結果が 3.1 図に、縦軸に全短波放射量に対する散乱短波放射量の比をとって、示されている。

日射量が  $50 \text{ cal cm}^{-2}$  以下となるような雨天あるいは完全曇天日には、太陽放射の直達光成分は雲によって完全に蔽ぎられて、全短波放射に占める散乱放射の比は 1.0 であった。全短波放射に占める散乱放射の比は、全短波放射量が増すにつれて漸減し、日射量が  $600 \text{ cal cm}^{-2}$  前後の完全晴天日には 0.2 弱となることがわかった。3.1 図の曲線で示されているように、全短波放射の日量と散乱短波放射の日量の関係は、全短波放射量が 0~ $600 \text{ cal cm}^{-2}$  の夏期における通常の日射範囲において、つぎの式で表わせることがわかった。

$$\frac{I_{i, \text{day}}}{I_{s, \text{day}}} = 1.0 - 2.0 \times 10^{-4} I_{s, \text{day}} - 2.0 \times 10^{-6} I_{s, \text{day}}^2 \quad (3.1)$$

ここで  $I_{i, \text{day}}$  および  $I_{s, \text{day}}$  はそれぞれ散乱および全短波放射の日量 ( $\text{cal cm}^{-2}$ ) である。

7, 8 月の全短波放射と光合成有効放射の日量の関係は 3.2 図に示すようであった。測定点のばらつきがあるものの、巨視的に見て両者の関係はつぎの直線式で近似できることがわかった。

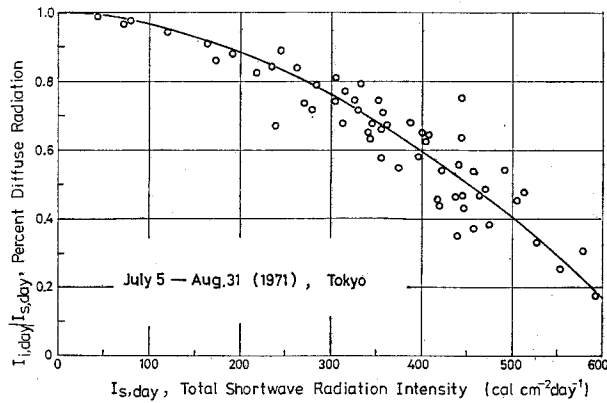


Fig. 3.1. Relation between daily sum of total shortwave radiation ( $I_{s,day}$ ) and that of diffused shortwave radiation ( $I_{i,day}$ ) obtained from the measurements during July and August in 1971 at Tokyo.

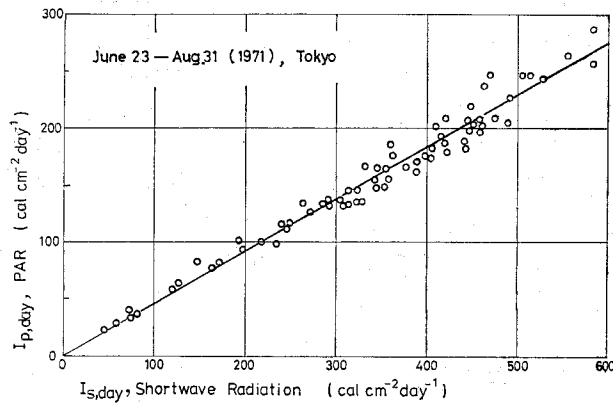


Fig. 3.2. Relation between daily sum of total shortwave radiation ( $I_{s,day}$ ) and that of photosynthetically active radiation ( $I_{p,day}$ ), observed at Tokyo during July and August in 1971.

$$I_{p,day} = 0.47 I_{s,day} \quad (3.2)$$

すなわち全短波放射の47%が光合成に有効な放射とみなされる。

3.2図において，各測定点は全短波放射量が少ない日には回帰直線の上方に位置し，それが多い日には回帰直線の下方に位置する傾向がみられる。3.1図に示されたように，全短波放射が強いときにはそのほとんどが直達放射であり，それが弱いときには大部分が散乱放射である。一方大気中の分子によるレーリー散乱の散乱係数は光の波長のマイナス4乗に比例することから，散乱光の方が直達光よりも光合成に有効な波長成分を多く含んでい

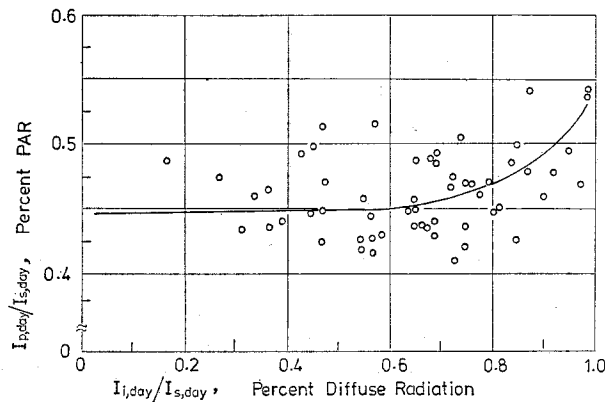


Fig. 3.3. Relation between percentage PAR radiation ( $I_{p,day}/I_{s,day}$ ) and percentage diffuse radiation ( $I_{i,day}/I_{s,day}$ ) on the basis of daily total shortwave radiation. Observation conditions were same as Fig. 3.1.

ることが知られている (Robinson<sup>182)</sup>)。3.2 図に見られた各測定点の回帰直線からの隔りの傾向がこのことを反映しているか否かを調べるために、3.2 図の関係を、全短波放射に占める散乱放射の割合を横軸に、そして全短波放射に占める光合成有効放射 (PAR) の割合を縦軸にとって示すと、3.3 図のような結果が得られた。

3.3 図においてもかなり大きなデータの ちらばりがみられるが、大よその傾向として、全短波放射に占める散乱放射の割合が高いほど、全短波放射に占める PAR の割合が高いことが認められた。3.3 図の傾向曲線から、PAR の割合は、直達短波放射に対して 43% 程度そして散乱短波放射に対して 55% 程度と推定された。

以上は日射を日量ベースでみたときの各放射成分間の相互関係についての測定結果である。各放射成分間の相互関係の日変化はつぎのようにして調べた。すなわち、日射の測定日を日全短波放射量に応じたクラス幅  $100 \text{ cal cm}^{-2}$  の 5 段階にクラス別けし、各々のクラスに含まれる測定日について 30 分平均の各放射強度の測定値をクラス平均して、各クラスの平均的な各放射強度の日変化のパターンをもとめた (3.4 図)。

3.4 図より、全短波放射に対する散乱放射の比は、日の出および日没時で 1.0 であるが、その比は太陽高度の上昇に伴って全短波放射強度が高まるにつれて低下することがみられる。つまりこの比は全短波放射強度と鏡対称的な日変化パターンを示すことがわかった。一方、全短波放射に占める PAR の割合は、日の出直後および日没直前でやや低くなるような日変化パターンがみられるが、日射量が低くしたがって散乱放射の比率の高い日には、明瞭な日変化パターンは認められなかった。3.4 図においても曇った日ほど全短波放射に占める PAR の割合が高いことが認められる。

全短波放射中に占める光合成有効放射 (PAR) の割合については世界各国でいくつかの測定データが報告されているので、ここで得られた値との比較検討を行なってみることにする。光合成に有効な波長範囲として、Niilisk (1964)<sup>170)</sup>, Tooming and Guliaev

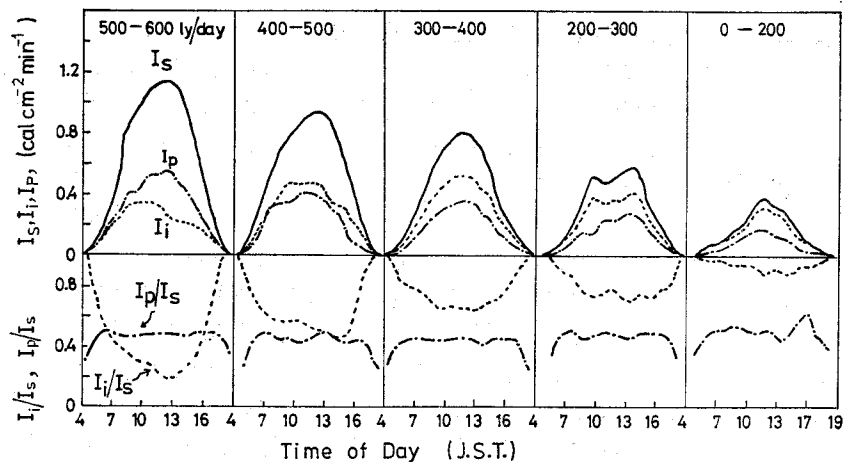


Fig. 3.4. Class-averaged daily courses in total shortwave radiation flux intensity ( $I_s$ ), diffuse shortwave radiation ( $I_i$ ) and PAR ( $I_p$ ), and ratios of  $I_i/I_s$  and  $I_p/I_s$ . The observed daily courses were classified into 5 classes according to the level of daily shortwave radiation and averaged in each class.

(1967)<sup>232)</sup>らのソビエトの研究者は380~710 nmを用い，一方 McCree (1966)<sup>140)</sup>らの西欧の研究者は400~700 nmを採用しているが，最近では後者の波長範囲をもって光合成有効放射 (PAR) とする報告が多くなってきている (Anderson<sup>5)</sup>)。本研究の PAR の波長範囲はソビエトで使用されているものと同一である。しかし PAR の波長範囲にいずれを用いても，それによって生ずる差異は放射の測定誤差を考慮すれば無視できる程度の大きさと考えられ，以下の論議は採用された波長範囲を特に言及しないで進めることにする。

全短波放射中に占める PAR の割合について，Niilisk (1964)<sup>170)</sup>はソビエトでの測定結果から太陽高度が30度以上の場合 $52.5 \pm 5\%$ であると報告し，一方 McCree (1966)<sup>140)</sup>はニュージーランドでの測定から快晴時で47~52%であるが，それは雲量の増加とともに大きくなって大雨時で59~65%にも達するとしている。Uchijima (1968)<sup>238)</sup>は東京での測定結果から PAR の割合は45.3%と報告し，一方九州で測定を行なった岸田 (1973)<sup>116)</sup>の測定データでは PAR の比率は約50%とみられる。本測定で得られた全短波放射に占める PAR の比率は47%であって Uchijima (1968)<sup>238)</sup>の測定値には近いが，他の研究者の測定値より5~10%程度低いことがわかった。本測定に使用された測定器は Uchijima (1968)<sup>238)</sup>が使用したものと同一である。本研究および Uchijima (1968) において PAR の比率が小さくなった原因として，測定地点が大気混濁度の高い東京であったことおよび測定器の較正が不十分であったことの二つが考えられる。

直達放射よりも散乱放射がより多くの PAR 成分を含むことは，Tooming and Guliaev (1967)<sup>232)</sup>，McCree (1966)<sup>140)</sup>および岸田 (1973)<sup>116)</sup>によっても報告されており，それらの結果を総合すれば，PAR の比率は直達放射に対して約45%，散乱放射に対して約60%となり，本研究における推定値より若干高い。これもすでに述べられた原因によるものと考

えられる。

### 3. 葉群の幾何学的構造の測定とその定量的表示法

植物群落の物質生産力は群落内の葉の空間的配置あるいは角度分布によって大きく影響されることが Monsi und Saeki (1953)<sup>155)</sup> によって明らかにされて以来, Nichiporovich (1961)<sup>169)</sup>, de Wit (1965)<sup>264)</sup>, Warren Wilson (1965)<sup>255)</sup> そして Ross and Nilson (1966 a, b)<sup>184), 185)</sup> をはじめとして, 種々の方法を用いていろいろな作物個体群の葉群の幾何学的構造が測定されてきた。<sup>93), 94), 106), 115), 242), 243), 260)</sup> このような研究によって, 葉群構造には大きな種間差があるとともに, それは生育時期によっても変化するのみならず, 作物によっては日変化することも明らかにされてきている。このように種あるいは生育時期によって多様な形態を呈して現われる作物個体群の葉群構造を類型化する試みが de Wit (1965)<sup>264)</sup> Ross and Nilson (1966 b)<sup>185)</sup> および宇田川 (1980)<sup>243)</sup> によってなされているが, 数式表現を用いて一般化して定量的に表示するところまでには至っていない。

本節では, ヒマワリ個体群についての葉群の幾何学的構造(葉面積密度の垂直分布と葉の角度分布)の測定結果を用いて, 葉群構造を物質生産や群落微気象のモデルに容易に組み込めるように, 二, 三のパラメータを用いて表示する方法が検討される。さらにこの方法をこれまでに発表されている他の作物個体群の葉群構造の測定データにも適用し, このような表示方法の一般性の有無も検討される。

#### 3.1 材料および方法

葉群の幾何学的構造の測定は, 1969年に埼玉県北本市の農技研生理第2科の畑作第1研究室所属圃場に栽培されたヒマワリ(ロシア種)についてなされた。ヒマワリは5月30日に畝間, 株間とも60 cmの間隔で播種された。施肥は第I章の2.1節に示された施肥法に準じてなされた。測定は7月7日より始め, 生育を追って10日間隔で4回行なった。最後の測定は, 開花末期の8月7日であった。

葉群の幾何学的構造の調査個体はつぎのようにして決定した。まず個体群内の任意のヒマワリ50個体以上について草丈を測定し, 草丈を5~6クラスに分類してヒマワリ個体群の草丈分布のヒストグラムを作成する。葉群構造の測定のための標本個体数は10~15個体であるが, それらはその草丈構成が個体群全体の草丈分布と同一比率になるように選ばれたものである。

以上のようにして決定した調査個体について, 層別刈取法(Monsi und Saeki<sup>155)</sup>)と葉クリノメータ法(伊藤・宇田川<sup>94)</sup>)によって, 葉群の幾何学的構造を測定した。すなわち調査対象個体を生育時期に応じて厚さ10~25 cmの層に水平に分割し, 各層に含まれる葉の水平面に対する傾斜角と方位角(北方向より時計回りに計る)を分度器で測定した。一枚の葉が2層にまたがっていたりあるいは折れ曲ったり弯曲していたりする場合には, 一枚の葉をいくつかの小平面に分割して測定した。この操作は立毛のままでなされるので, 角度の測定精度には限度がある。それゆえ, 実際には葉の傾斜角については15度間隔で6クラス, 方位角については45度間隔で8クラスに分類し, 各葉あるいは葉片がどのクラスに属するかのみを測定した。このようにして角度測定された葉ないしは葉片は, 直に切断して, 各葉層毎に $6 \times 8 = 48$ とおりに分類し, 実験室に持帰って葉面積の測定に供された。



以上のようにして得られた測定データから，葉面積密度（単位空間あたりの葉面積）の垂直分布および葉の傾斜角，方位角分布がつぎのようにして求められた。

$$f_L(z) = \sum_{i,j} F_{i,j,k} / S \Delta z \quad (3.3)$$

$$\Psi(\alpha) = \frac{1}{\Delta \alpha} \sum_{j,k} F_{i,j,k} / F_s \quad (3.4)$$

$$\Psi(\beta) = \frac{1}{\Delta \beta} \sum_{i,k} F_{i,j,k} / F_s \quad (3.5)$$

ただし  $f_L(z)$ ,  $\Psi(\alpha)$  および  $\Psi(\beta)$  はそれぞれ葉面積密度の垂直分布，葉の傾斜角 ( $\alpha$ ) についての葉面積分布および方位角 ( $\beta$ ) についての葉面積分布をそれぞれ表わす。また  $F_{i,j,k}$  は  $k$  番目の葉層において，その傾斜角が  $i$  番目のクラスに属しかつ方位角が  $j$  番目のクラスに属する葉の合計面積 ( $\text{cm}^2$ ) であり， $S$ ,  $\Delta z$ ,  $\Delta \alpha$  および  $\Delta \beta$  はそれぞれ調査個体の総負担土地面積 ( $\text{cm}^2$ )，葉層の厚さ ( $\text{cm}$ )，傾斜角のクラス幅および方位角のクラス幅（ラジアン）を表わす。また  $F_s$  は全体の葉面積であって

$$F_s = \sum_{i,j,k} F_{i,j,k}$$

に他ならない。(3.4) および (3.5) 式はいずれも確率密度関数の形をしており，

$$\int_0^{\pi/2} \Psi(\alpha) d\alpha = 1.0, \quad \int_0^{2\pi} \Psi(\beta) d\beta = 1.0$$

となる。また，(3.3) 式を地面 ( $z=0$ ) から群落の高さ  $z_H$  まで  $z$  について積分すれば，群落全体の葉面積指数となる。

### 3.2 結果

#### a. 葉面積密度の垂直分布

ヒマワリ個体群の生育にとまなう葉面積密度の垂直分布の推移の測定結果は 3.5 図に示すようであった。測定日 7 月 7 日は播種後 38 日目に相当し，最終の測定日 8 月 7 日は播種後 69 日目のヒマワリの開花末期に相当している。棒グラフ状に描かれたヒストグラムが葉面積密度の測定値であり，曲線は後で説明するベータ分布関数による近似値である。

3.5 図より，いずれの生育時期においてもヒマワリの葉面積密度の垂直分布には非常に類似したパターンがみられた。すなわち，葉面積密度の最も高い葉層は群落中層よりやや上方に位置し，しかもその葉層の葉面積密度は生育時期の違いにかかわらずほぼ一定の約  $2.5 \times 10^{-2} \text{ cm}^2 \text{ cm}^{-3}$  であった。この場合群落を構成する個々の個体についてみると，宇田川 (1980)<sup>243)</sup> によって示されているように，最上層より少し下位の葉層に葉面積密度の最も高い葉層がみられるが，群落は草丈の異なった個体より構成されており，群落としてみた場合葉面積密度の最密葉層は図のように中層よりわずかに上方に現われるようになる。

3.5 図の葉面積密度の垂直分布の測定結果は，正規分布よりも歪んだ形をしており，統計学で使用する確率密度関数であるベータ分布に非常に近いことがみとめられる。ヒマワリの葉面積密度の垂直分布がベータ分布の密度関数によってどの程度表わせるかについての検討をつぎのようにして行なった。すなわち葉面積密度の垂直分布を表わすベータ分布の密度関数としてつぎの式が用いられた。

$$f_L(z) = \frac{F_L}{B(\lambda, \mu)} \left( \frac{z}{z_H} \right)^{\lambda-1} \left( 1 - \frac{z}{z_H} \right)^{\mu-1} \quad (3.6)$$

ここで  $f_L(z)$  は高さ  $z$  での葉面積密度， $z$  は群落内の任意の高さ， $z_H$  は群落上面の高さそ

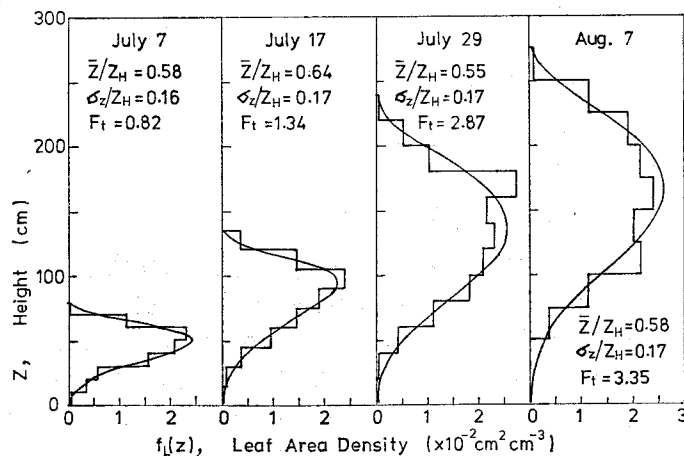


Fig. 3.5. Vertical distribution of leaf area density in a sunflower canopy at different growth stages. The histograms show the measurements and solid curves the approximations by Beta distribution function.  $z_H$ , the height of the canopy;  $\bar{z}$ , the average height of the distribution;  $\sigma_z$ , the standard deviation of the distribution;  $F_t$ , total LAI of the canopy.

して  $B(\lambda, \mu)$  はベータ関数であって,

$$B(\lambda, \mu) = \int_0^{z_H} \left( \frac{z}{z_H} \right)^{\lambda-1} \left( 1 - \frac{z}{z_H} \right)^{\mu-1} dz \quad (3.7)$$

である。またパラメータ  $\lambda$ ,  $\mu$  は分布の平均値  $\bar{z}$  とその標準偏差  $\sigma_z$  から  $\bar{z}/z_H = \zeta$ ,  $\sigma_z/z_H = \sigma$  において,

$$\left. \begin{aligned} \lambda &= \frac{\zeta}{\sigma^2} (\delta - \delta^2 - \sigma^2) \\ \mu &= \frac{1}{\sigma^2} (\delta - \delta^2 - \sigma^2) (1 - \zeta) \end{aligned} \right\} \quad (3.8)$$

より求められる。ヒマワリの各生育時期について求められた群落の高さ  $z_H$ , 葉面積指数  $F_t$ , および分布の平均値  $\bar{z}$  と分散  $\sigma_z$  を用いて, 各生育時期の葉面積密度に対応するベータ分布関数をもとめたところ, 3.5 図の曲線で示すようであった。図にみられるように, ヒマワリのすべての生育時期とも, 葉面積密度の垂直分布はベータ分布の密度関数によってきわめてよく表わせることがわかった。この場合, 葉面積密度分布の平均値の相対値 ( $\bar{z}/z_H$ ) およびその分散の相対値 ( $\sigma_z/z_H$ ) はともに生育時期にかかわらずほぼ一定で, それぞれ約 0.6 および 0.17 であった。

以上のことからヒマワリ群落の場合, 群落の高さ  $z_H$  と葉面積指数  $F_t$  が与えられれば, その葉面積密度の垂直分布は生育時期の違いにかかわらず, 以上の式とデータを用いてかなりよく表わせることが明らかになった。

#### b. 葉の角度分布

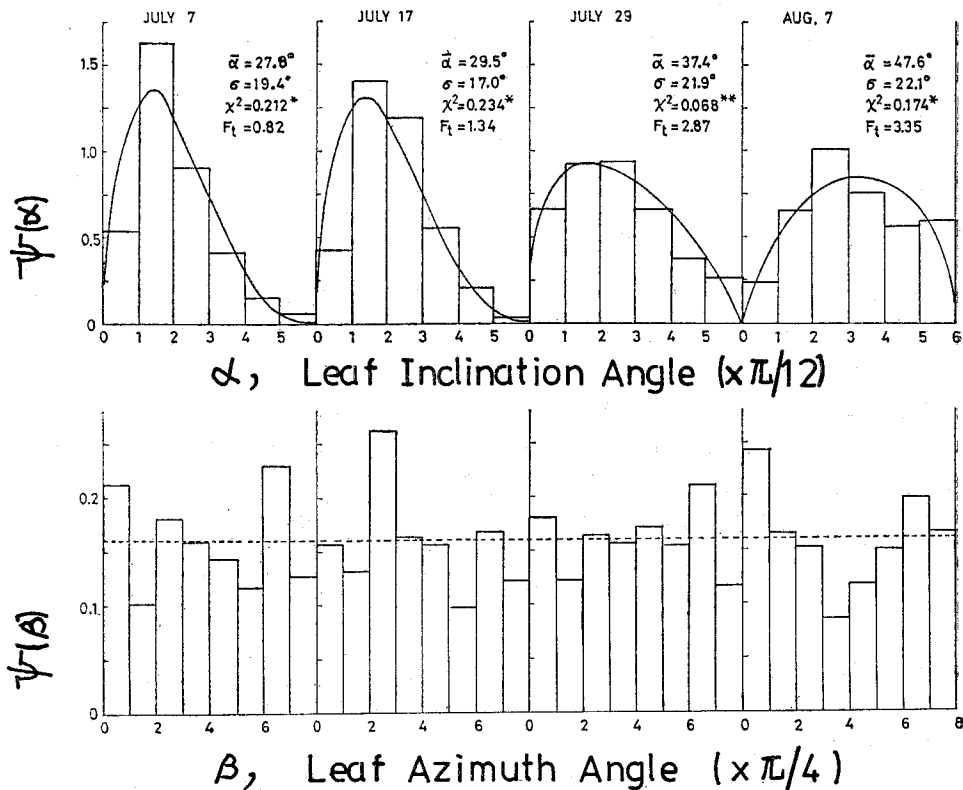


Fig. 3.6. Probability density functions of leaf area distribution with respect to the leaf azimuth angle ( $\Psi(\beta)$ ) and to the inclination angle ( $\Psi(\alpha)$ ) in a sunflower canopy (Horie and Udagawa<sup>75)</sup>). Histograms show the measurements and solid curves the approximation by Beta distribution function.  $\bar{\alpha}$ , the average leaf inclination angle;  $\sigma$  the standard deviation of  $\alpha$ ;  $F_L$ , total LAI of the canopy.

ヒマワリ個体群のいろいろな生育時期に測定した葉の方位角についての葉面積分布  $\Psi(\beta)$  と傾斜角についての葉面積分布  $\Psi(\alpha)$  は3.6図のヒストグラムに示すようであった。まず  $\Psi(\beta)$  についてみると、生育時期によっては特定の方位を向いた葉が卓越している分布がみられるが、各生育時期を通してみると必ずしも特定の方位の葉が一貫して卓越していることはみとめられなかった。このことから生育時期によってはみられる葉の方位角分布の不均一性はサンプル数が少いことによって生じたものであると思われる。以上のことから正方形植のヒマワリ個体群の  $\Psi(\beta)$  は、他の多くの圃場作物について認められているように (Nichiporovich<sup>169)</sup>, de Wit<sup>264)</sup>, 伊藤<sup>93)</sup>, 宇田川<sup>243)</sup>), 全方位について一様に分布するとみなされた。すなわち,

$$\Psi(\beta) = \frac{1}{2\pi} \quad (3.9)$$

である。この  $1/2\pi$  の値は図中に点線で示されている。

一方、葉の傾斜角  $\alpha$  についての葉面積分布  $\Psi(\alpha)$  の測定値には明らかに特定の傾斜角をもった葉が卓越する分布形が見られ、かつその分布は生育とともに大きく変化することが認められた。すなわち、葉群の平均傾斜角  $\bar{\alpha}$  は生育初期の 27~28 度から開花末期の約 48 度まで増加し、一方分布の分散  $\sigma_\alpha$  も生育初期の 17~19 度から開花期末期の約 22 度に増加した。

3.6 図に曲線で示されているように、葉の傾斜角分布  $\Psi(\alpha)$  も、すべての生育時期とも、つぎのベータ分布の密度関数でよく近似できることがわかった。

$$\Psi(\alpha) = \frac{1}{B(\lambda, \mu)} \left( \frac{2\alpha}{\pi} \right)^{\lambda-1} \left( 1 - \frac{2\alpha}{\pi} \right)^{\mu-1} \quad (3.10)$$

ただし  $B(\lambda, \mu)$  は (3.7) 式と同様に 0 から  $\pi/2$  まで積分して得られるベータ関数であり、パラメータ  $\lambda, \mu$  は葉の平均傾斜角  $\bar{\alpha}$  とその分散  $\sigma_\alpha$  から、 $\xi = 2\bar{\alpha}/\pi$ ,  $\sigma = 2\sigma_\alpha/\pi$  と置くことによって (3.8) 式より求められる。

以上のことから、ヒマワリ個体群の葉の傾斜角分布  $\Psi(\alpha)$  は、葉の平均傾斜角  $\bar{\alpha}$  とその分散の生育時期にともなう変化傾向を把握しておくことによって、すべての生育時期とも (3.10) 式でよく表わせることが分った。

(3.9) 式と (3.10) 式から、葉の傾斜角と方位角の両方についての葉面積分布  $\Psi(\alpha, \beta)$  は、

$$\Psi(\alpha, \beta) = \frac{1}{2\pi} \Psi(\alpha) \quad (3.11)$$

によって与えられる。

### 3.3 考察

ヒマワリ個体群について葉面積密度の垂直分布および葉の傾斜角分布が測定され、それらの分布はすべて分布の平均値とその標準偏差の二つのパラメータから決定される確率密度関数であるベータ分布関数でよく表わせることがわかった。本実験のヒマワリについて得られた葉群構造の特徴を、他の作物個体群について報告されている葉群構造の測定結果と比較するとともに、それらの作物個体群についてもベータ分布の密度関数が適用できるか否かの検討を以下に行なうことにする。

3.7 図に、伊藤 (1969)<sup>93)</sup> による水稻 (豊年早生、乳熟期)、伊藤・宇田川 (1971)<sup>94)</sup> による大豆 (T 201) および宇田川ら (1968)<sup>242)</sup> によるトウモロコシ (交一 7 号) の各作物個体群についての葉面積密度の垂直分布の測定結果が引用されている。これらの測定データから、それぞれの作物個体群の葉面積密度の垂直分布の相対平均値  $\bar{z}/\bar{z}_H$  および相対標準偏差  $\sigma_z/\bar{z}_H$  をもとめたところ、図中に示されているように、 $\bar{z}/\bar{z}_H$  の値は水稻で 0.46、大豆で 0.72 そしてトウモロコシで 0.55 であった。一方  $\sigma_z/\bar{z}_H$  は水稻、大豆、トウモロコシでそれぞれ 0.2、0.18、および 0.21 であって、本実験のヒマワリの場合とはかなり異なっている。このように葉面積密度の垂直分布のパターンが大きく異なる作物個体群に対しても、分布の平均値、分散そして群落の高さと葉面積指数から一意的に定まるベータ分布の密度関数によって、葉面積密度の垂直分布がよく表わせることが 3.7 図より確められた。

3.8 図には、3.7 図の場合と同一条件下で測定した水稻、大豆およびトウモロコシ個体群の葉の方位角分布と傾斜角分布の原データが確率密度関数 ( $\Psi(\beta)$  と  $\Psi(\alpha)$ ) に変換して表

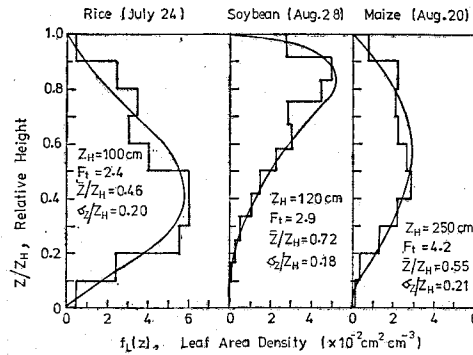


Fig. 3.7. Vertical distribution of leaf area density in rice (Itoh<sup>93</sup>), Soybean (Itoh and Udagawa<sup>94</sup>) and maize (Udagawa et al.<sup>243</sup>) canopies, and their approximation by Beta distribution function. Notations are same as in Fig. 3.5.

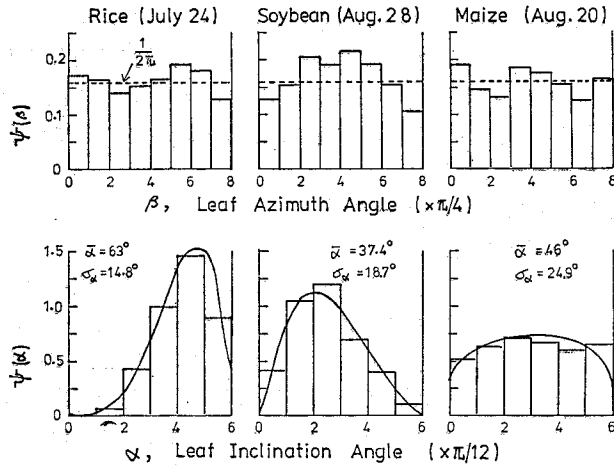


Fig. 3.8. Probability density functions of leaf area distribution with respect to leaf inclination angle  $\Psi(\alpha)$  and to the azimuth angle  $\Psi(\beta)$  for rice, soybean and maize canopies, and the approximation of  $\Psi(\alpha)$  with Beta distribution function. Original data were quoted from the same literatures as in Fig. 3.7. Notations are same as in Fig. 3.6.

示されている。葉の方位角分布  $\Psi(\beta)$  についてみると、大豆では南方向を向いた葉が卓越しているものの、他の作物ではヒマワリ同様に、方位角に関して一様に分布していることが認められる。一方葉の傾斜角分布  $\Psi(\alpha)$  についてみると、大豆がヒマワリの生育中期にはほぼ近い分布をしているのに対し、水稻では垂直葉が卓越し、トウモロコシでは分散が大きくて一様分布に近い分布形をしていることが認められる。このように作物によって大きく異なった葉の傾斜角分布に対しても、図中の曲線で示されるベータ分布関数は  $\Psi(\alpha)$  の実測値によく適合することが確かめられた。

以上のことから、作物個体群の葉群構造（葉面積密度の垂直分布と葉の傾斜角、方位角分布）の種間差、生育時期にともなう変化、あるいは宇田川 (1980)<sup>248)</sup> に示されているような栽植密度の影響等のかかなり複雑にみえる実態も、分布の平均値と標準偏差の二つのパラメータを用いることによって、類型化してしかも定量的に把握することが可能であると考えられる。

#### 4. 日射および葉群構造と葉群光合成の数値計算

作物個体群の光合成を、日射および葉群構造との関連においてとらえる研究は、本章の序文でも述べられたように Monsi und Saeki (1953)<sup>155)</sup> 以来、多くの研究者によって理論的、実験的な研究が活発に行なわれてきている。本節では、これまでの研究結果に基づいて、さらに前節までに実験的に明らかにされた日射成分の相互関係や作物個体群の葉群構造の実態、さらに群落内の日射の派生散乱を考慮して、これまでのモデルよりもより実際に近いような場合について、日射、葉群構造および葉面積指数と作物群落の光合成との関係についての数値計算を行なう。数値計算に用いられた基本式と諸パラメータの値、および数値計算から得られるいくつかの基本的なことがらについて、これまでの研究結果と対比しながら以下に説明する。

##### 4.1 数値計算の基本式とパラメータ

###### a. 放射強度の群落内垂直分布

葉が空間的にランダムに分布するときの、葉による光透過・反射を考慮したときの、作物群落内の直達・散乱短波放射および直達・散乱光合成有効放射 (PAR) の垂直分布が以下に述べるような諸式を用いて求められた。ただし本章の第2節で示されたように、群落に到達する日射の短波放射と PAR は比例関係にあり、また群落内では後述する散乱係数  $m$  の値を変更するだけで、短波放射と PAR は同一式によってその群落内強度の垂直分布をもとめることが可能である。このためここでは短波放射についてのみその群落内強度分布をもとめる式について説明を行なう。

本数値計算に用いられた、葉による光の透過・反射を考慮したときの群落内の放射伝達を求める式は、葉が放射の完全吸収体であるとしたときの Monsi und Saeki (1953)<sup>155)</sup> とそれにつづく Isobe (1962)<sup>102)</sup> および黒岩・門司 (1963)<sup>127)</sup> らの解析結果を発展させて導かれたものである。このため葉による光の透過・反射の問題を取扱う前段階として、以上の研究者によって導かれた群落内の放射伝達を表わす式から説明することにする。

作物の葉が放射の完全吸収体であるとしたときの、直達短波放射  $I_d$  および全天から一様な強度で降りそそぐことを仮定した下向き散乱短波放射  $\downarrow I_s$  の群落内垂直分布は、群落上面から下方にむけての積算葉面積指数  $F$  の関数としてつぎの式で与えられる。

$$I_d(F) = I_{d0} e^{-k_d F} \quad (3.12)$$

$$\downarrow I_i(F) = \downarrow I_{i0} e^{-k_i F} \quad (3.13)$$

ここで  $I_d(F)$  と  $I_i(F)$  は群落内の上からの積算葉面積指数が  $F$  の面の直達，散乱短波放射強度であり， $I_{d0}$  と  $\downarrow I_{i0}$  は群落上の両放射の強度である。さらに  $k_d$  と  $k_i$  は放射の群落内透入を特徴づける直達放射と散乱放射の消散係数である。直達放射の消散係数  $k_d$  は太陽高度  $h$  と葉群の角度分布の関数であるが，葉群の角度分布が (3.11) 式によって与えられる場合にはつぎのようになる。

$$k_d = \int_0^{\pi/2} \int_0^{2\pi} \frac{1}{2\pi} \Psi(\alpha) |\cos \alpha + \sin \alpha \cot h \cos \beta| d\beta d\alpha \quad (3.14)$$

ここで  $\alpha, \beta$  は葉の傾斜角と方位角そして  $h$  は太陽高度をそれぞれ表わす。一方散乱放射の消散係数  $k_i$  は (3.14) 式の  $k_d$  を用いてつぎのようにして求められる。

$$k_i = \ln \left\{ -\frac{1}{F} \int_0^{2\pi} \int_0^{\pi/2} \frac{1}{\pi} e^{-k_d F} \sin h \cos h d\varphi_s \right\} \quad (3.15)$$

ただし  $F$  は葉面積指数そして  $\varphi_s$  は天空の方位角である。

以上が Monsi und Saeki (1953)<sup>155)</sup> およびそれにつづく研究者によって導かれた，葉を放射の完全吸収体であるとみなしたときの，直達，散乱放射の群落内透入をもとめる式である。以上の解析結果にもとづいて，さらに葉による光の透過・反射を考慮したときの作物群落内の各放射成分の垂直分布をもとめる式が以下のようにして導かれた。

植物の葉の短波放射あるいは PAR の透過率と反射率はほぼ等しいことが知られている (Gates<sup>47)</sup>, de Wit<sup>264)</sup>, Monteith<sup>159)</sup>)。このことに加えて，葉を透過・反射した放射はすべて等方性の散乱放射になり，しかも透過率と反射率は光の葉面への入射角度によって変化しないものと仮定する。このような条件下で短波放射あるいは PAR の葉による反射率と透過率の平均値を  $m_s$  あるいは  $m_\phi$  とし，それらをもってそれぞれの放射の散乱係数

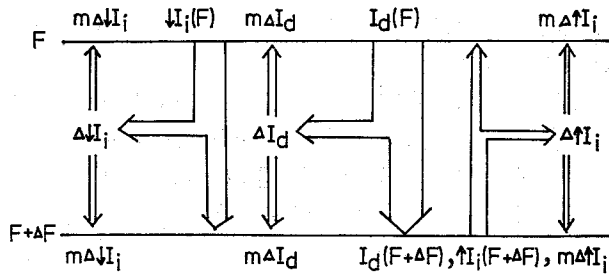


Fig. 3.9. Schematic representation of radiation transfer between a plane at leaf area depth of  $F$  and that at the depth of  $F + \Delta F$  in a plant canopy (Horie and Udagawa<sup>75)</sup>).  $I_d(F)$ ,  $\downarrow I_i(F)$  and  $\uparrow I_i(F)$  indicate direct, downward diffuse and upward diffuse radiation flux densities on a horizontal surface at a depth  $F$  in the canopy, respectively.  $\Delta I_d$ ,  $\Delta I_i$  and  $\Delta \uparrow I_i$  denote intercepted fraction of  $I_d$ ,  $\downarrow I_i$  and  $\uparrow I_i$ , respectively.  $m_s$  denotes the scattering coefficient of the shortwave radiation by leaves.

(de Wit<sup>264</sup>) とする。すると群落上面からの積算葉面積指数が  $F$  と  $F+\Delta F$  の間の薄い葉層における、直達 ( $I_d$ )、下向き散乱 ( $\downarrow I_i$ ) および上向き散乱 ( $\uparrow I_i$ ) 短波放射のエネルギー収支は 3.9 図に模式的に示すようになる。図において  $\Delta$  をつけた項は  $I_d$ ,  $\downarrow I_i$  および  $\uparrow I_i$  のうちの葉によって蔽ぎられる量を表わす。葉によって蔽ぎられた各放射の一部は葉に吸収されるが、残りは反射、透過して上向きあるいは下向きの散乱放射になる。

直達放射は葉に当たると散乱されてもはや直達放射でなくなるので、(3.12) 式が (3.14) 式の  $k_d$  とともにそのまま群落内垂直分布の算定に使用できる。一方、上向き、下向き散乱放射の  $F$  と  $F+\Delta F$  面間の葉層  $\Delta F$  におけるエネルギー収支は 3.9 図よりつぎのようになる。

$$\downarrow I_i(F+\Delta F) = \downarrow I_i(F) - (1-m_s)\Delta\downarrow I_i + m_s\Delta I_d + m_s\Delta\uparrow I_i \quad (3.16)$$

$$\uparrow I_i(F+\Delta F) = \uparrow I_i(F) + (1-m_s)\Delta\uparrow I_i - m_s\Delta I_d - m_s\Delta\downarrow I_i \quad (3.17)$$

上向きの散乱放射  $\uparrow I_i$  は、群落に入射する一次放射が散乱された結果生じたものであるが、(3.16) 式の右辺第 4 項、 $m_s\Delta\uparrow I_i$  はその再散乱に相当する項であって、他の項に比較して非常に小さいので第 1 近似としてこの項を無視することにする。さらに Horie and Udagawa (1971) に示されているように、(3.16), (3.17) の両式を葉層の厚さ  $\Delta F$  で割って、 $\Delta F$  を無限小としたときの各項の極限值をとって整理すると、(3.16) および (3.17) 式は最終的につぎの連立微分方程式の形に表わすことができる。

$$\begin{cases} \frac{d\downarrow I_i(F)}{dF} = -k_i(1-m_s)\downarrow I_i(F) + m_s k_d I_{d0} e^{-k_d F} & (3.18) \\ \frac{d\uparrow I_i(F)}{dF} = k_i(1-m_s)\uparrow I_i(F) - m_s k_d I_{d0} e^{-k_d F} - m_s k_i \downarrow I_i(F) & (3.19) \end{cases}$$

この連立微分方程式はつぎの境界条件のもとで解くことができる。

$$\downarrow I_i(F) = \downarrow I_{i0} \quad (F=0, \text{ 群落上面})$$

$$\uparrow I_i(F) = a_s(\downarrow I_i(F_i) + I_d(F_i)) = \uparrow I_{i0} \quad (\text{地面})$$

ただし  $F_i$  は群落の全葉面積指数そして  $a_s$  は地表面の反射率である。そのときの (3.18) および (3.19) 式の解はつぎに示すようである。

$$\downarrow I_i(F) = \downarrow I_{i0} \exp\{-(1-m_s)k_i F\} + A[\exp(-k_d F) - \exp\{-(1-m_s)k_i F\}] \quad (3.20)$$

$$\begin{aligned} \uparrow I_i(F) = & \downarrow I_{i0} \exp\{-(1-m_s)k_i(F_i - F)\} + B \exp\{-(1-m_s)k_i F\} \\ & \times [1 - \exp\{-2(1-m_s)k_i(F_i - F)\}] + C \exp(-k_d F) \\ & \times [1 - \exp\{-(1-m_s)k_i + k_d\}(F_i - F)\}] \end{aligned} \quad (3.21)$$

ここで

$$A = \frac{m_s k_d I_{d0}}{(1-m_s)k_i - k_d}, \quad B = \frac{m_s\{(1-m_s)k_i - k_d\}I_{d0} - m_s^2 k_d I_{d0}}{2\{(1-m_s)k_i - k_d\}(1-m_s)}, \quad C = \frac{m_s k_d I_{d0}(k_i - k_d)}{(1-m_s)^2 k_i^2 - k_d^2}$$

である。

以上の諸式によって、葉群の幾何学的構造および日射条件との関連で作物群落内の各短波放射の強度の垂直分布が求められた。さらに以上の諸式の短波放射の散乱係数  $m_s$  を PAR の散乱係数  $m_p$  におきかえて、群落内の直達、散乱 PAR 強度の垂直分布が求められた。

#### b. 葉群光合成

日射条件のみとの関連で作物個体群の葉群光合成をモデル的に取扱う場合には、個葉の



光合成速度と光合成有効放射 (PAR) との関係は，前章までに示された  $\text{CO}_2$  拡散の式よりも，Monsi und Saeki (1953)<sup>155)</sup> および他の多くの研究者<sup>4), 103), 125), 188), 264)</sup>によって用いられている直角双曲線式を用いる方が単純でかつ一般的である。すなわちみかけの光合成速度  $P_n$  に暗呼吸  $R_d$  を加えたものをもって真の (gross) 光合成速度とし，それと葉面上の PAR 強度  $I_p$  との関係がつぎの式で表わされた。

$$P_g = \frac{bI_p}{1+aI_p} \quad (3.22)$$

上式のパラメータ  $a, b$  と第Ⅱ章の (2.15)～(2.20) 式によって与えられる  $\text{CO}_2$  拡散型の光合成式の各係数との間にはつぎの関係がある。

$$b = (C_a - \Gamma) / \varepsilon \quad (3.23)$$

$$\frac{b}{a} = (C_a - \Gamma) / \left\{ \frac{1}{2} (r_{ac} + r_{s, \min} + r_{Mo}) \right\} + R_d \quad (3.24)$$

すなわち， $b$  は光—光合成曲線の  $I_p=0$  での立上りの角度であって，光刺激抵抗に関係するパラメータ  $\varepsilon$  に逆比例する。一方  $b/a$  は光合成の光飽和値を表わし，PAR 強度が高いときの最小の気孔抵抗と葉肉抵抗に関係している。PAR 以外の環境条件が一定のときには，以上の各係数は一定でありしたがって  $a, b$  はともに定数として取扱うことが可能と考えられる。

(3.22)式は非線形であるので，葉群光合成は強い直達放射に照射されている日なたの葉面と，日陰の散乱放射のみに照射されている葉面に区別して求められた。群落内の上面からの積算葉面積指数 (葉面積深さ) が  $F$  の葉層の直達放射に照射されている葉面の単位葉面積あたりの真の光合成速度 ( $P_{ga}(F)$ ) は (3.11) 式の葉の角度分布を用いて，de Wit (1965)<sup>264)</sup> および Isobe (1969)<sup>102)</sup> より，つぎの式によって求められた。

$$P_{ga}(F) = \int_0^{2\pi} \int_0^{\pi/2} \frac{1}{2\pi} \Psi(\alpha) \frac{b(I_{pd} + I_{pi})}{1+a(I_{pd} + I_{pi})} d\alpha d\beta \quad (3.25)$$

ここで  $I_{pi}$  と  $I_{pd}$  は葉面上の散乱，直達 PAR 強度であって，Saeki (1960)<sup>188)</sup> および黒岩・門司 (1963)<sup>127)</sup> より，それぞれつぎの式で与えられた。

$$I_{pi} = k_i (\downarrow I_{pi}(F) + \uparrow I_{pi}(F)) \quad (3.26)$$

$$I_{pd} = I_{pd0} |\cos \alpha + \sin \alpha \cot h \cos \beta| \quad (3.27)$$

ただし  $I_{pd0}$  は群落上の直達 PAR 強度，そして  $\downarrow I_{pi}(F)$  と  $\uparrow I_{pi}(F)$  は群落内の葉面積深さが  $F$  の面上の下向き，上向き PAR 強度を表わす。

一方散乱放射のみによって照射されている日陰の葉の単位葉面積あたりの光合成速度  $P_{gi}(F)$  はつぎの式によってもとめられた。

$$P_{gi}(F) = \frac{bI_{pi}}{1+aI_{pi}} \quad (3.28)$$

群落内の葉面積深さが  $F$  の葉層の直達放射に照射されている葉面積の割合は (3.12) 式より  $\exp\{-k_d F\}$  であり，日陰の葉の葉面積の割合は  $[1 - \exp\{-k_d F\}]$  であるので，葉群全体の単位土地面積あたりの真の (gross) 光合成速度  $\Phi_g$  は最終的につぎの式によって与えられる。

$$\Phi_g = \int_0^{F_t} \{P_{ga}(F) e^{-k_d F} + P_{gi}(F) (1 - e^{-k_d F})\} dF \quad (3.29)$$

Table 3.1. Values of parameters used for the numerical evaluation of radiation environment and photosynthesis of leaf canopies in relation to the canopy structure and solar radiation conditions.

parameter	explanation	values
$\bar{\alpha}$	average leaf inclination angle (degree)	$\left\{ \begin{array}{l} 20 \text{ for H-type canopy} \\ 70 \text{ for V-type canopy} \\ 45 \text{ for I-type canopy} \\ 45 \text{ for U-type canopy} \end{array} \right.$
$\sigma_{\alpha}$	standard deviation of $\bar{\alpha}$	$\left\{ \begin{array}{l} 15^{\circ} \text{ for H, V, I and} \\ \pi/4 \sqrt{3} \text{ for U-type canopy} \end{array} \right.$
$b$	initial slope of photosynthesis-PAR curve ( $\text{gCO}_2\text{cal}^{-1}$ )	$4.80 \times 10^{-5}$
$a$	another parameter of photosynthesis-PAR curve ( $\text{cm}^2 \text{ sec cal}^{-1}$ )	$2.71 \times 10^2$
$m_s$	scattering coeff. to shortwave radiation	0.25*
$m_{\phi}$	scattering coeff. to PAR	0.10**
$a_{ss}$	soil reflectivity to shortwave radiation	0.1
$a_{s\phi}$	soil reflectivity to PAR	0.05
$\phi_d$	percentage PAR in direct shortwave radiation	0.47
$\phi_i$	percentage PAR in diffuse shortwave radiation	0.55

\* estimated from data of Gates (1965)<sup>47)</sup> and Monteith (1973),<sup>158)</sup> and \*\* from data of Yocum et al. (1964)<sup>273)</sup> and de Wit (1965)<sup>264)</sup>

ここで  $F_i$  は群落全体の葉面積指数である。

### c. 数値計算に用いられたパラメータの値

日照条件および葉群構造との関連における作物個体群の葉群光合成の数値計算に用いられた諸パラメータの値は3.1表に示すようであった。

すなわち、葉群の角度分布は(3.10)式に、表に示されているような葉の平均傾斜角  $\bar{\alpha}$  とその標準偏差  $\sigma_{\alpha}$  の値を与えて、水平葉型群落(H型)、垂直葉型群落(V型)、中間葉型群落(I型)そして一様型群落(U型)の4種類の群落を対象にした。光-光合成曲線のパラメータ  $a, b$  の値は第I章に示されているヒマワリ葉の葉温  $25^{\circ}\text{C}$  のときの値に対応するものである。

### 4.2 数値計算の結果

3.10図に、数値計算に用いられた各モデル群落の葉群の傾斜角分布と、各々のモデル群落についての直達放射の消散係数  $k_d$  と太陽高度  $h$  との関係の計算結果が示されている。3.6図および3.8図に示された実際の作物個体群の葉群構造と比較して、3.10図のH型群落は生育初期のヒマワリと大豆に、V型群落は生育中期の水稻に、I型は生育末期のヒマワリにそしてU型は生育中期のトウモロコシ個体群にそれぞれ対応している。

すべての群落とも  $k_d$  は  $h$  が高くなるほど小さくなるが、これは太陽高度が高いほど直達放射は群落下層までよく透入することを示している。また  $k_d$  は太陽高度約  $30^{\circ}$  を境にして、それ以上の高度では垂直に近い葉を多くもつ群落ほどその  $k_d$  は小さくなり、それ以上の太陽高度では、逆に水平に近い葉を多くもつ群落ほど  $k_d$  が小さくなることかわ

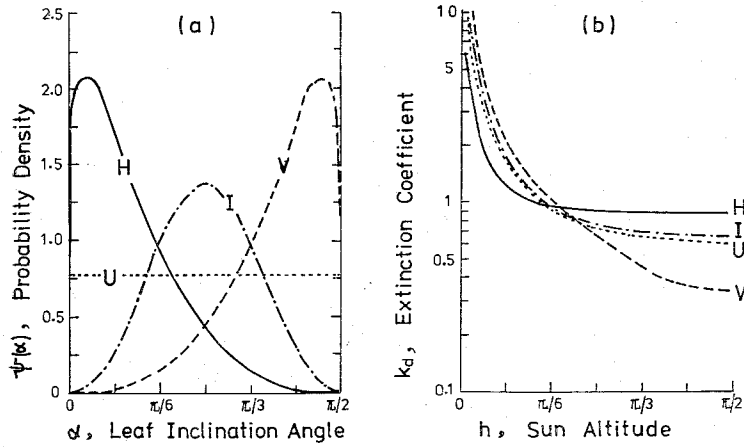


Fig. 3.10. Probability density functions  $\Psi(\alpha)$  of leaf area distribution with respect to leaf inclination angle ( $\alpha$ ) of model canopies and the extinction coefficient for direct radiation of each canopy. H, V, I and U indicate the horizontal, the vertical, the intermediate and the uniform type leaf canopies, respectively.

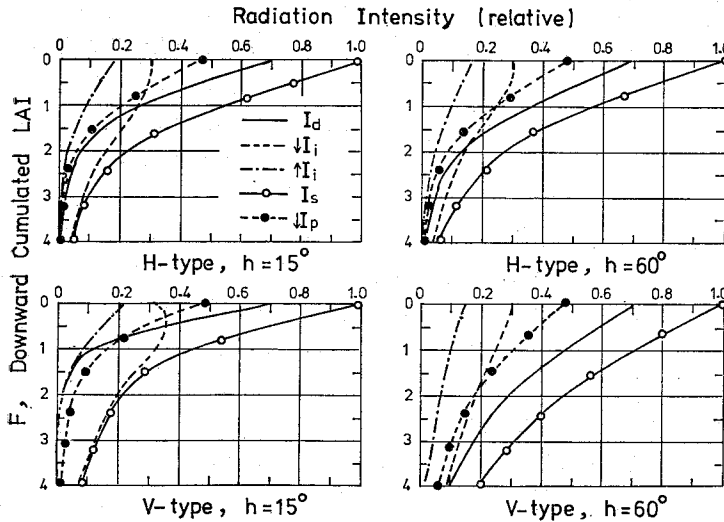


Fig. 3.11. Simulated vertical profiles of respective radiation flux densities in horizontally leaved canopy (H) and vertically leaved one (V) at  $60^\circ$  and  $15^\circ$  in sun altitude.  $I_d$ ,  $\downarrow I_i$ ,  $\uparrow I_i$  and  $I_s$  denote the direct, the downward diffuse, the upward diffuse and the total downward radiation fluxes, and  $\downarrow I_p$ , the total downward PAR flux density, respectively.

かった。I型とU型群落では葉群の平均傾斜角は同一で、分散のみが異なるものである。3.10図に見られるように、I型とU型群落の $k_d$ はほぼ同一であることから、 $k_d$ の値は分散よりも葉の平均傾斜角に大きく支配されることがわかった。一方、各モデル群落の散乱放射の消散係数 $k_i$ の値は、H型で0.95、V型で0.67、I型で0.82、そしてU型で0.80であった。

以上に示された消散係数 $k_d$ と $k_i$ を用いて計算された各放射成分強度の群落内垂直分布が、葉群構造が対照的に異なるH型とV型群落について、それぞれ太陽高度が $15^\circ$ と $60^\circ$ の場合について、3.11図に示されている。同図は全短波放射に占める散乱放射の割合が30%のときの計算結果である。

3.11図に示された数値計算の結果について、まず太陽高度が低い( $h=15^\circ$ )場合について調べてみる。太陽高度が低いと直達放射の消散係数 $k_d$ が大きくなる(3.10図)ため、群落内では直達放射は急激に減少する。この傾向はH型群落よりも垂直葉を多くもつV型群落において特に顕著である。葉に当たった直達放射の一部は葉によって散乱されて散乱放射に変換されるために、散乱短波放射( $\uparrow I_i$ と $\downarrow I_i$ )の群落内減衰はきわめて緩かである。特にV型群落では、その上層の $\downarrow I_i$ は群落上の値より増加することがわかった。葉によって散乱されて生じた派生散乱放射は光合成に有効な波長成分をごくわずかしき含まないので、PARは全短波放射よりも急激に群落内で減衰する。このため太陽高度の低いときの群落下層は、ほとんどが光合成に無効な放射によって占められていることが明らかになった。

つぎに太陽高度が高い( $h=60^\circ$ )場合の3.11図の数値計算の結果をみると、H型群落では太陽高度が低い場合よりも全短波放射が幾分よく透入することが認められる。一方V型群落では太陽高度が高いほど全短波放射が群落下層までよく透入することが顕著に認められる。これは主として全短波放射のうちの直達光成分が下層までよく透入することによるものである。このため太陽高度が高いと、群落下層における全短波放射に占めるPARの割合も高くなる。以上のように直立葉群落の日射透入の有利性は太陽高度が高いほど顕著になる。

以上に示された各放射成分強度の群落内垂直分布の数値計算の結果がどの程度実測データを説明し得るものかについて、以下に若干の検討を行なってみる。ただし、直達放射あるいは完全曇天時の直達成分の無いときの下向きの散乱放射の群落内強度分布については、Monsi und Saeki (1953)<sup>155)</sup>の理論から導かれる(3.12)式あるいは(3.13)式によって実際の現象がよく表わせることが、いろいろな方法によってすでに確められている<sup>73), 94), 126), 155), 255)</sup>。そこでここに提出されたモデルとそれによる数値計算の結果の検討は群落内の派生散乱放射のみに注目して行なうことにした。

作物群落内の派生散乱放射のみを単独に測定する最も容易な方法は、上向き散乱放射の測定である。このため第I章の2.1節に説明した1968年のヒマワリ個体群について、葉面積指数が2.8に達した生育中期に、群落内の上向き散乱放射の面平均強度の垂直分布を測定した。測定器には長さ2mの金属管(2cm角)に太陽電池を多数個取付けて作成した日射計を用いた。このようにして得られた、上向き散乱短波放射強度の群落内プロファイルの実測値と数値計算の結果の比較は、3.12図に示すようであった。

3.12図より、ヒマワリ群落内の上向き散乱短波放射の垂直分布の数値計算の結果と実測

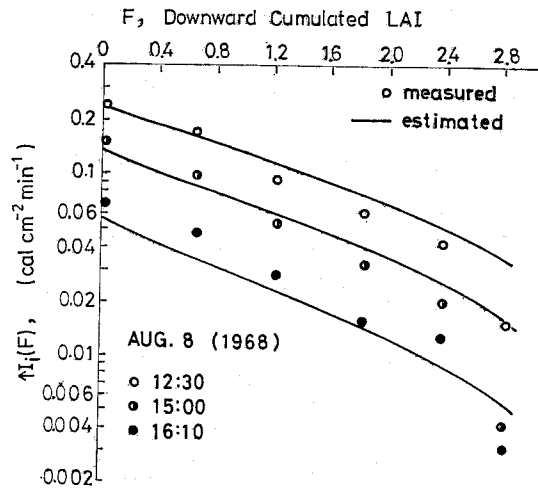


Fig. 3.12. Comparison of simulated vertical profiles of upward diffuse radiation flux density with the measurements in a sunflower canopy (Horie and Udagawa<sup>20</sup>). Circles denote the measurements and solid curves, the simulation.

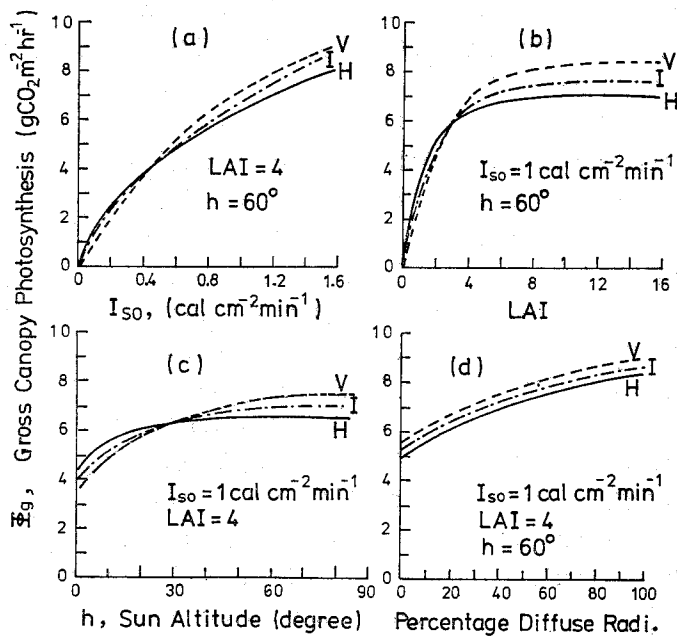


Fig. 3.13. Simulated gross canopy photosynthesis as functions of canopy structure, LAI, total shortwave radiation intensity ( $I_{s0}$ ), sun altitude ( $h$ ) and percentage diffuse radiation. H, V and I correspond to the respective canopy structures given in Fig. 3.10 (a).

値とは、散乱係数  $m_s$  の値に0.3を用いた場合ほぼ一致することがわかった。この  $m_s=0.3$  は3.1表に示されている値よりも約20%大きい、de Wit (1965)<sup>264)</sup> に用いられている値と同一である。また3.12図において地表面付近で上向き散乱放射の数値計算結果は実測値をかなり上まわることがみられるが、これはヒマワリを栽培した土壌が黒味をおびた火山灰土であったため、地表面の反射率が数値計算に用いられた値(10%)よりも小さかったためと考えられる。以上のように散乱係数と地表面の反射率の与え方には若干の検討の余地があるものの、本章において提出された群落内の派生散乱放射の評価式は実測データと照らしてほぼ妥当なものであると判断された。

#### b. 日射条件、葉群構造と光合成

前項で示されたように、作物群落内の放射環境は葉群の幾何学構造および入射する日射条件によって大きく異なることが明らかになったが、このような放射環境が作物個体群の葉群光合成に及ぼす影響について、以下に検討を行なう。3.13図は葉群構造、葉面積指数および群落上の日射条件との関連における葉群光合成の数値計算の結果を示すものである。

3.13図の(a)は、葉面積指数(LAI)がいずれも4.0であるH, I, V型群落について、太陽高度が60°のときの群落に入射する全短波放射強度  $I_{s0}$  と葉群光合成速度  $\phi_g$  との関係を示している。この場合実際の日射条件を考慮して  $I_{s0}$  が増加するとそれに占める散乱放射の割合が減少するように日射条件が与えられている。図の(b)は、 $I_{s0}$  が  $1 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$  で太陽高度が60°のときのLAIと  $\phi_g$  の関係を葉群構造別に示すものであり、図の(c)は太陽高度と各群落の  $\phi_g$  との関係を  $I_{s0}$  が  $1.0 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$  でLAIが4.0のときについて示すものである。これらの図に示されている数値計算の結果からいえることは、太陽高度が低くかつ群落に入射する  $I_{s0}$  も低いとき、あるいはLAIが小さい場合には水平葉型の葉群構造をもった作物個体群の方が、垂直葉型群落よりも光合成  $\phi_g$  が上まわり、その逆の場合には垂直葉型群落の方が水平葉型群落よりも  $\phi_g$  が大きくなるということである。すなわち直立葉型群落の光合成における有利性はLAIが大きくしかも日射が強かつ太陽高度が十分に高いときほど顕著になってくる。このような条件下において、水稻のような垂直葉型群落とヒマワリ、大豆のような水平葉型群落の葉群光合成の差異は最大25%程度であることがわかった。この値は葉の傾斜角を一定としたこれまでのモデルによる数値計算の結果<sup>4), 103), 125), 126)</sup> よりもかなり小さいことがわかった。

2.13図の(d)には、群落に入射する全短波放射( $I_{s0}$ )に占める散乱放射の割合と各群落の光合成速度  $\phi_g$  との関係が、LAIが4.0、 $I_{s0}$  が  $1.0 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$  そして太陽高度が60°の場合について示されている。図より全短波放射強度  $I_{s0}$  は同一であっても、葉群光合成は  $I_{s0}$  に占める散乱放射の割合によって大きく異なり、しかもそれは水平葉、中間葉および垂直葉型のいずれの群落に対しても一様に認められる。すなわち同一日射強度下であってもそれが100%直達放射からなる場合と、100%散乱放射からなる場合とでは、後者の方がすべての群落とも約30%も葉群光合成が上まわることが本数値計算より予測された。

このように散乱放射の占める割合が高くなるほど  $\phi_g$  が大きくなるのは、散乱放射の比率が増すにつれて全短波放射に占めるPARの割合が高くなることと、葉群を構成する各葉がより均等な強度で放射を受けることの両者によるものである。

#### 4.3 考察

作物群落上に到達する日射の各成分間の相互関係および群落の葉の角度分布の測定結果に基づいて，作物群落内の各放射成分強度の垂直分布が，葉による放射の散乱を考慮した数値モデルによって評価された。数値計算によって評価された群落内の放射強度の垂直分布はヒマワリ群落内で測定された分布とおおむね一致することがわかった。このことからここに提出された，群落内の派生散乱を考慮した直達，散乱放射の群落内垂直分布をもとめる式は実際の現象に照らして妥当なものであると考えられる。

このような放射の群落内伝達式と光—光合成曲線とを組合せて，作物個体群の葉群光合成を日射条件，葉群構造および葉面積指数との関係において評価する数値計算が，これまでのモデルよりもより実際に近いような条件下で行なわれた。このようにして評価された作物個体群の葉群光合成は，すでに理論的<sup>4), 103), 125), 126), 155), 264)</sup>あるいは実験的<sup>126), 220)</sup>に明らかにされているように，葉面積指数が小さいときあるいは日射が弱いときには，水平葉型群落の光合成が垂直葉型群落のそれを上まわり，その逆の条件下では垂直葉型群落の方が水平葉型群落よりも光合成が高くなるという結果と定性的には一致することがわかった。しかしここで評価された葉群光合成は，葉の傾斜角を一定としたこれまでのモデル<sup>4), 103), 125), 126)</sup>による数値計算の結果よりも，葉群構造の光合成に及ぼす影響がかなり小さいことがわかった。すなわち典型的なイネ型群落（V型）と典型的なヒマワリ，大豆型群落（H型）の光合成速度の差異は，それが最大になるような条件下（LAIが大きくかつ日射も最高値に近い）でも25%程度であった。この値は，本数値計算と同様に葉の傾斜角の分散と派生散乱を考慮している de Wit (1965)<sup>264)</sup> のモデルの予測値に近い。

以上のように実際の作物個体群に近いような葉群構造を与え，しかも群落内の放射の派生散乱を考慮すると，葉群構造の光合成に及ぼす影響が小さく評価されることがわかった。

群落に入射する全短波放射中に占める散乱放射の割合が高まるほど，葉群光合成が高くなることは，すでにモデルによって予測され（de Wit<sup>264)</sup>，黒岩<sup>125)</sup>），また実験によっても確められている（玖村<sup>122)</sup>，田中<sup>220)</sup>，Kuroiwa<sup>126)</sup>）。de Wit (1965)<sup>264)</sup> はモデルによる数値計算から，散乱光の割合が高まるほど葉群光合成は高まるが，通常の日射条件下ではその影響はそれほど大きくないと結論づけている。これは de Wit (1965)<sup>264)</sup> やその他のモデルでは，散乱放射の割合が高まるほど葉群の葉面上の放射強度分布が均一に近づくことのみが考慮されているところからきている。散乱放射が増すにつれて葉面上の放射強度分布の均一性が高まることは実験的にも確められている（玖村<sup>122)</sup>，田中<sup>220)</sup>）。このことに加えて，散乱放射の比率が高まると光合成有効放射（PAR）の比率も同時に高まることが本章の第2節において示された。本数値計算では散乱放射のこの両方の効果が考慮されており，そのために de Wit (1965)<sup>264)</sup> よりも葉群光合成に及ぼす散乱光比率の影響が大きくなったものと考えられる。

葉群構造の違いにかかわらず，葉面積指数が4.0の中程度に繁った作物個体群の光合成が，群落に入射する全短波放射中に占める散乱放射の比率によって最大30%程度も影響されることが本数値計算より予測された。この値は田中 (1972)<sup>220)</sup> の実測値にはほぼ匹敵する。以上のように，散乱放射の比率が高まると葉面の放射強度分布が均一に近づくことと，光合成に有効な波長成分が高まることの両者が相乗的に作用して，葉群光合成は散乱比率に大きく影響されると考えられる。

## 5. 要約

耕地上に到達する日射の各成分間の相互関係および作物個体群の葉群の幾何学的構造が測定され、それらが個体群光合成に及ぼす影響について、数値解析が行なわれ以下に示すようなことが明らかにされた。

(1) 全短波放射の日量に占める散乱短波放射の割合は全短波放射量が多くなるにつれて減少し、その関係は放物線式で表わせることがわかった。全短波、散乱短波および直達短波放射中に占める光合成有効放射の割合はそれぞれ47, 55および43%であって、散乱放射成分が高いほど光合成有効放射の比率が高くなることが認められた。

(2) 作物個体群の葉群の幾何学的構造（葉面積密度の垂直分布と葉の角度分布）を定量的に表示する方法が、ヒマワリ個体群についての葉群構造の測定データおよびすでに発表されている諸作物の葉群構造の測定結果について検討された。葉群構造が大きく異なる水稻、ヒマワリ、大豆およびトウモロコシ個体群とも、葉面積密度の垂直分布と葉の傾斜角分布はともに、分布の平均値と分散とから一意的に決定される確率密度関数であるベータ分布関数によってよく表わせることがわかった。つまりこれら二つのパラメータによって、種々に異なる作物個体群の葉群構造が類型化してしかも定量的に把握できることがわかった。

(3) 葉群構造と群落上の日射条件から群落内の全短波放射および光合成有効放射の強度の垂直分布を、葉の光透過・反射を考慮して数値的に評価する方法が提出された。このようにして評価された群落内の放射強度の分布は実際の分布とよく対応することが確かめられた。

(4) 以上に示されたことに基づいて、日射条件、葉群構造および LAI と作物個体群の葉群光合成との関係が、これまでのモデルよりもより実際に近いような条件下で、数値計算によって評価され、つぎのことが明らかにされた。すなわち、LAI が大きくかつ日射が強いときには水稻のような垂直葉型群落の光合成は、ヒマワリや大豆などの水平葉型群落のそれを上まわるが、その差は最大25%程度と推定された。一方、同一日射強度下であっても、全短波放射中に占める散乱放射の割合が高いほど葉群光合成は高くなり、その影響度は最大30%にも達すると推定された。葉群光合成が散乱放射の占める割合によってこのように大きく影響される理由として、散乱放射の割合が高まるほど群落内の光エネルギー分布がより均一に近づくことと、光合成有効放射の割合が高まることの両者が考えられる。

## IV 作物個体群の微気象および光合成、蒸散の成立過程の モデル化とシミュレーション

### 1. はじめに

前章において作物個体群の葉群の光合成が日射条件および葉群構造との関連においてモデル化され、数値計算によってその基本的な特徴が示された。作物群落内では日射のみならず、気温、湿度、風速あるいは  $\text{CO}_2$  濃度についても、群落の外とは異なった群落微気象と呼ばれる独特の環境が形成される。このような群落の微気象環境の形成には、外界の気象条件のみならず、群落の幾何学的構造や蒸散、光合成等の葉の生理作用が関与してい



る。ところが群落内の各葉の光合成，蒸散等の生理作用は逆に葉周辺の微気象環境の影響を受けており，両者は相互依存的な関係にある。作物生産が営まれる圃場は，このように微気象環境と作物の生理作用とが相互に影響を及ぼしながら複雑にからみ合っている場と考えられている。

植物あるいは作物群落内の微気象は Geiger (1950)<sup>40)</sup> をはじめ多くの研究者によって実験的に調べられてきた<sup>192), 206), 209), 233), 240)</sup>。さらに群落微気象の成立に深くかかわっている群落内外の物質やエネルギーの輸送機構についての実験的・解析的研究<sup>88), 91), 92), 158), 239)</sup>を経て，今日では群落微気象の成立過程とその実態をモデルによって説明，予測することに多大の関心が払われている (Waggoner and Reifsnnyder<sup>252)</sup>，内嶋・井上<sup>241)</sup>，Goudriaan and Waggoner<sup>51)</sup>，Goudriaan<sup>50)</sup>，Oikawa<sup>172)</sup>)。しかしすでに述べられたように，群落の微気象の成立には物理的な過程に加えて，群落の構造や蒸散・光合成等の作物の生理作用が関与しており，群落微気象に及ぼすこれら作物側の要因について十分な考慮がなされているモデルは乏しいようである。さらに，群落の微気象が作物の物質生産や生長に及ぼす影響を評価するモデルは，光要因に関して第 III 章で説明されたモデルおよびそれに CO<sub>2</sub> 環境の影響を考慮したモデル<sup>90), 172), 241)</sup>に限られており，温・湿度や風環境を含めた微気象の影響を評価できるモデルは見当らないようである。

以上のことから本章では，第 I 章と第 II 章で明らかにされた作物の個葉の光合成・蒸散と気象環境との関係，第 III 章で検討された葉群構造と群落内日射分布，そしてさらに群落内の物質とエネルギーの輸送に関するこれまでの知見を基として，定常条件下における作物の群落微気象と光合成，蒸散作用との間の相互依存的な関係を解明するための数値モデルが導かれる。このモデルを群落構造が典型的に異なる水稻とヒマワリ個体群に適用して数値シミュレーションを行ない，これら作物の群落微気象の形成に葉の生理機能がどのように関与し，また逆に作物の光合成，蒸散は微気象環境にどのように影響されているかを調べる。さらにこのようなシミュレーションによる予測値と実測値の比較検討も行なう。

最後に，群落光合成に及ぼす主要な気象要因とそうでない要因の検討が行なわれ，第 VI 章の気象と作物の生長のモデルに組込めるように，作物の群落微気象—光合成モデルの単純化が試みられる。

## 2. モデルの説明

### 2.1 モデルの概要

このモデルでは土壌水分は湛水あるいは圃場容水量のレベルに保たれており，地面蒸発の蒸発面は地表面あるいは地表面上にあることを前提としている。このような条件下における作物個体群の定常条件下の微気象および光合成，蒸散をシミュレーションするモデルは 4.1 図に示すように，Waggoner and Reifsnnyder (1968)<sup>252)</sup> および Goudriaan and Waggoner (1972)<sup>51)</sup> が行なったような有限多葉層より成り立っている。すなわち群落全体を均等な厚さ  $\Delta z$  の  $n-1$  層に分割し，各葉層ごとに葉と周辺空気間のエネルギーと物質（水蒸気と CO<sub>2</sub>）の交換量をもとめ，さらに各葉層間のこれらの輸送量を計算して，群落内の葉・気温，湿度，CO<sub>2</sub> 濃度の垂直分布，および顕・潜熱と CO<sub>2</sub> のフラックス強度分布，そして葉群全体の光合成，蒸（発）散量が得られるようになっている。なおこのモデ

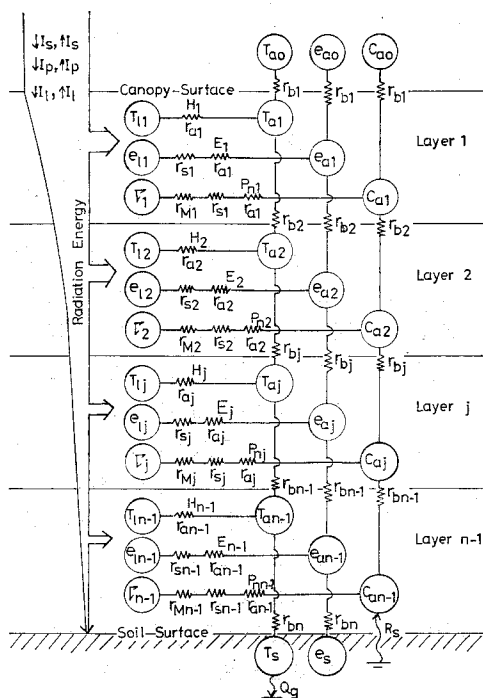


Fig. 4.1. Schematic representation of MICLAM, a model for simulating crop microclimate, photosynthesis and transpiration in relation to external environmental conditions in steady states. For further explanations, see the text.

ルでは、群落は葉のみより成る葉群を考え、茎やその他の器官の呼吸や蒸散は考慮されていない。

群落内の各葉層の光合成、蒸散あるいは温度環境の形成に必要なエネルギー源は放射であるが、それは下向き、上向きの短波放射 ( $\downarrow I_s, \uparrow I_s$ )、長波放射 ( $\downarrow I_L, \uparrow I_L$ ) および光合成有効放射 (PAR,  $\downarrow I_p, \uparrow I_p$ ) として各葉層に供給あるいは放出される。全短波放射と PAR はさらに直達成分と散乱成分に分割されるが、これら各放射の群落内の強度分布は前章に示された連続型の式を差分式に置きかえることによって容易にもとめられる。一方長波放射については後述する方法によって群落内垂直分布を求めた。

各葉層の葉はその層の空気との間で、葉が受ける放射量と葉周辺の微気象状態に応じて水蒸気、顕熱および  $\text{CO}_2$  の交換を行なっている。これらの交換速度は  $E_j, H_j$  および  $P_{aj}$  でそれぞれ表わされている。これらの交換速度は円で囲って示すポテンシャルの差、すなわち葉-空気間の水蒸気圧力差 ( $e_{aj} - e_{Lj}$ )、葉-気温差 ( $T_{aj} - T_{Lj}$ ) および葉-空気間の  $\text{CO}_2$  濃度差 ( $T_j - C_{aj}$ ) に比例し、その間に介在する葉面境界層 ( $r_{aj}$ ) 気孔 ( $r_{sj}$ ) あるいは葉肉 ( $r_{mj}$ ) の各輸送抵抗に反比例する。すでに第 I, II 章で示されたように、各抵抗は葉温  $T_{Lj}$ 、風速、PAR 強度あるいは葉-空気間の水蒸気圧力差 ( $e_{Lj} - e_{aj}$ ) に大きく影響され、

逆に抵抗の大小はこれらポテンシャルの差の大小を決定している。これが葉の生理作用と群落微気象との関係が相互依存的と言われる一つの所以である。各葉層内における葉と周辺空気との間の以上のような物質とエネルギーの交換は第Ⅱ章に示されたモデルによって求められる。

各葉層の気温，水蒸気圧力および  $\text{CO}_2$  濃度はそれより上方あるいは下方の葉層と，その間に介在する葉層間の空気相の抵抗  $r_{bj}$  を介してつながっており，最終的には群落上の気温  $T_{a0}$ ，水蒸気圧力  $e_{a0}$ ，そして  $\text{CO}_2$  濃度  $C_{a0}$  とも密接に関係している。単位土地面積あたりの群落全体のみかけ (net) の光合成速度  $\phi_n$  は群落最上面の抵抗  $r_{b1}$  を通って下方に流れる  $\text{CO}_2$  流束に土壤呼吸  $R_s$  を加えたものに他ならず，また群落全体の蒸発散速度は  $r_{b1}$  を通って上方に流れる水蒸気の流束に等しい。

以上のように，群落内の各ポテンシャルと抵抗とは相互に依存しており，しかもそれらは外界の気象条件の影響を受けて複雑に変化するが，群落全体の光合成，蒸（発）散はこのような過程を経た結果としてとらえられる。群落内における物質とエネルギーのやりとりの以上の過程を連立させて，与えられた気象条件のもとですべてを同時に満足する解を求めることによって，群落内の気温，湿度および  $\text{CO}_2$  濃度分布や各葉層の葉温，光合成，蒸散速度，そして群落全体の光合成，蒸散を外界の気象条件との関連で評価することができる。

このモデルは群落の微気象と葉の生理作用を同時にシミュレーションするモデルであることから“MICLAM” (crop Micro Climate and Leaf Action Model) と名づけられた。以上が MICLAM の概要であるが，細部については以下に説明する。

## 2.2 群落内の葉面の熱収支と蒸散

群落内の任意の葉層  $j$  における葉と周辺空気間の単位葉面積あたりの顕熱と水蒸気の輸送速度 ( $H_j$  と  $E_j$ ) は，第Ⅱ章で示されたつぎの式で与えられた。

$$H_j = \frac{2c_p \rho (T_{Lj} - T_{aj})}{r_{ahj}}, \quad (1 \leq j \leq n-1) \quad (4.1)$$

$$E_j = \frac{2.17 \times 10^{-4} (e_{Lj} - e_{aj})}{(273 + T_{a0}) (r_{avj} + r_{svj})}, \quad (1 \leq j \leq n-1) \quad (4.2)$$

ただし各式の記号は，葉層  $j$  を表わす添字がつけられていることを除けば，すべて第Ⅱ章に説明されたものと同一の内容と単位を表わしている。 $j=n$  のとき，すなわち地表面上においても上の式と同様な関係が成立しており， $r_{bn}$  を地面の境界層の抵抗として，つぎのように表わされた。

$$H_n = \frac{c_p \rho (T_s - T_{an-1})}{r_{bn}} \quad (4.1a)$$

$$E_n = \frac{2.17 \times 10^{-4} (e_s - e_{an-1})}{(273 + T_{a0}) r_{bn}} \quad (4.2a)$$

ここで  $T_s$  と  $e_s$  は地表面の温度 ( $^{\circ}\text{C}$ ) と水蒸気圧力 (mb) である。 $e_{Lj}$  と  $e_s$  はそれぞれ葉温  $T_{Lj}$  あるいは地表面温度  $T_s$  で水蒸気飽和しているとみなして，飽和水蒸気曲線に  $T_{Lj}$  と  $T_s$  を代入して求められた。

葉面境界層の熱輸送抵抗  $r_{ahj}$  は葉の代表長  $d$  とヌッセルト数  $N_u$  の関数として，第Ⅱ章の (2.6) 式によって求められた。ただし野外の作物群落内の乱流的な条件下のヌッセル

ト数は、第 I 章で示されたような層流の風洞内で得られた値よりもはるかに大きいことが実験的に確められている (Impense<sup>86</sup>, Parlange ら<sup>173</sup>)。ここでは Parlange(1971)<sup>173</sup> の結果にしたがって、群落内の葉面境界層のヌッセルト数を理論値の 2.5 倍として、

$$N_{uj}=2.5 \times 0.66 R_{ej}^{1/2} P_r^{1/3} \quad (4.3)$$

で与えた。ただし  $R_{ej}$  と  $P_r$  は葉層  $j$  のレイノルズ数とプラントル数 (第 II 章) である。葉面境界層の水蒸気輸送抵抗  $r_{avj}$  は、熱の輸送抵抗  $r_{ahj}$  から (2.14) 式によって求めた。

水蒸気輸送に対する気孔抵抗  $r_{sj}$  は第 I 章の実験から示されたように、葉面上の PAR 強度、葉温  $T_{Lj}$  として葉-空気間の水蒸気飽差 ( $=e_{Lj}-e_{aj}$ ) の関数である。これらの関数として、第 II 章の (2.11) から (2.13) 式が用いられた。群落内各葉層の葉面上の PAR 強度は、直達、散乱成分に区別して、群落の幾何学的構造を用いて第 III 章で説明した方法で求めた。土壌面境界層の熱と水蒸気の輸送抵抗  $r_{sn}$  の与え方は次節で説明される。

群落内のすべての葉層とも以上の諸式は、つぎの葉面あるいは地表面の熱収支式を満たす必要がある。

$$(1-2m_s)I_{sj}-(\downarrow I_{Lj}-\uparrow I_{Lj})-H_j-LE_j=0 \quad (1 \leq j \leq n-1) \quad (4.4)$$

$$(1-a_s)I_{sn}-(\uparrow I_{Ln}-\downarrow I_{Ln})-H_n-LE_n-H_g=0 \quad (4.5)$$

ただし、 $m_s$  は短波放射の散乱係数 (第 III 章)、 $\downarrow I_{Lj}$  と  $\uparrow I_{Lj}$  は葉面に入射あるいは葉面から射出される単位葉面積あたりの長波放射フラックス、 $a_s$  は地面の短波放射反射率そして  $H_g$  は地中伝導熱量である。

各葉層の葉面上の短波放射強度  $I_{sj}$  は、直達、散乱成分に区別して、群落構造との関連において第 III 章の 4 節で示された諸式によって求めた。

群落内の各葉層の葉面に入射 ( $\downarrow I_{Lj}$ ) あるいは葉面から射出 ( $\uparrow I_{Lj}$ ) される長波放射フラックスはつぎのようにモデル化された。天空から群落へ入射する下向きの長波放射フラックスの強度は群落上の気温  $T_{a0}$  と水蒸気圧力  $e_{a0}$  を用いて、つぎの Monteith (1961) の式 (Brunt 型) で与えた。

$$\downarrow I_{L0}=\sigma T_{a0}^4(0.53+0.06\sqrt{e_{a0}}) \quad (4.6)$$

ただし  $\sigma$  はステファン・ボルツマン定数 (第 II 章) である。この天空からの長波放射は全天から一様な強度で降りそそぐと考え、かつ葉層間の葉温差に基づく放射交換を無視すると、群落内では散乱短波放射と同一の取扱いが許される。このような考え方のもとに、

(3.15) 式で示された散乱放射の消散係数  $k_i$  を用いて、(3.13) 式を葉面積深さ  $F$  で微分して得られる式と同様なつぎの式によって、葉層  $j$  の葉面に入射する長波放射強度  $\downarrow I_{Lj}$  を与えた。

$$\downarrow I_{Lj}=\downarrow I_{L0}\lambda k_i \exp(-k_i \sum_{j=1}^j \Delta F_j) \quad (4.7)$$

ただし  $\Delta F_j$  は葉層  $j$  の葉面積指数である。一方葉面から天空に向けて射出される長波放射フラックス強度も、同様な考え方のもとに、つぎのように与えた。

$$\uparrow I_{Lj}=\lambda k_i \sigma T_{Lj}^4 \exp(-k_i \sum_{j=1}^j \Delta F_j) \quad (4.8)$$

ただし  $T_{Lj}$  は葉温 ( $^{\circ}\text{K}$ )、 $\lambda$  は葉の長波放射射出率である。

地中伝導熱フラックス  $H_g$  には地温分布が関係しており、熱容量の大きい土壌の温度分布は非定常の微分方程式を解いて求められるべきものである。ところが葉面積指数がある

程度の大きさに達した作物群落内では，地中伝導熱フラックスは(4.5)式の顕熱輸送項や潜熱輸送項に比較してきわめて小さいことが明らかになっている(蒸発散研究グループ<sup>111)</sup>)。このことと，問題を単純化して定常的に取扱うことの必要性和から， $H_g$  はつぎのように見積られた。

$$\left. \begin{aligned} H_g &= 0.1(1-a_s)I_{sn} & (\text{昼間}) \\ &= 0.833 \times 10^{-4} \text{ cal cm}^{-2} \text{ sec}^{-1} & (\text{夜間}) \end{aligned} \right\} \quad (4.9)$$

すなわち大よその見積りとして昼間は地表面に吸収される全短波放射の10%が地中に伝導するとし，一方夜間は一定量の熱が地中から放出されるとした。

以上の各葉層の葉面の熱収支式は直達放射に照射されている葉面と，そうでない葉面について別々に立てられた。そして各葉層の葉面熱収支式の各項は，第III章の(3.29)式と同様な関係を用いて，直達光に照射されている葉面積指数と日陰の葉面積指数で重みづけ，最終的には単位土地面積あたりの強度として与えられた。

### 2.3 群落内の熱と水蒸気の輸送と温・湿度分布

以上のようにして群落内の各葉層において放出，吸収される単位土地面積あたりの顕熱( $H_j$ )および水蒸気( $E_j$ )フラックスが求められると，4.1図の模式図から明らかなように，群落内の各葉層間の熱および水蒸気の交換と，それにもなって生ずる温・湿度分布はつぎのようになる。

$$T_{aj} = T_{aj-1} + r_{bj} \sum_{j=1}^n H_j / (c_p \rho) \quad (1 \leq j \leq n-1), \quad (4.10)$$

$$e_{aj} = e_{aj-1} + r_{bj} \sum_{j=1}^n E_j / c_v \quad (1 \leq j \leq n-1), \quad (4.11)$$

ただし  $C_v$  は水蒸気圧力 (mb) を絶対湿度 ( $\text{gcm}^{-3}$ ) に換算する係数 ( $= 2.17 \times 10^{-4} / (T_{a0} + 273)$ ) である。上式において  $j=1$  のときの  $T_{aj-1}$ ， $e_{aj-1}$  の値は群落上でのそれらの値 ( $T_{a0}$ ， $e_{a0}$ ) に等しい。(4.11)式から群落全体の単位土地面積あたりの蒸発散速度  $E_T$  はつぎのようになる。

$$E_T = \sum_{j=1}^n E_j.$$

群落内の各葉層間の熱，水蒸気および  $\text{CO}_2$  の輸送抵抗  $r_{bj}$  は，運動量の拡散係数の分布， $K_a(z)$ ，からつぎの式によってもとめられた。

$$r_{bj} = \int_{z_{j+1}}^{z_j} \frac{dz}{K_a(z)} \quad (4.12)$$

ただし  $z_j$  と  $z_{j+1}$  は葉層  $j$  の上限と下限の高さ (cm) である。拡散係数  $K_a(z)$  は高さ  $z$  の平均風速  $U(z)$  と摩擦応力  $\tau(z)$  から，

$$K_a(z) = \tau(z) / (\rho dU(z)/dz) \quad (4.13)$$

によって求めた。作物群落内の平均風速の分布， $U(z)$  は，Inoue (1963)<sup>89)</sup>，Goudriaan and Waggoner (1972)<sup>51)</sup> および Inoue and Uchijima (1979)<sup>92)</sup> より，つぎの式で与えられた。

$$U(z) = U_0 \exp\{-\eta(1-z/z_H)\} \quad (4.14)$$

ただし， $U_0$  は群落直上の風速， $z_H$  は群落の高さ，そして  $\eta$  は群落内の風速の減衰係数である。

これまでに発表されている作物群落内の風速分布の測定データについて検討したとこ

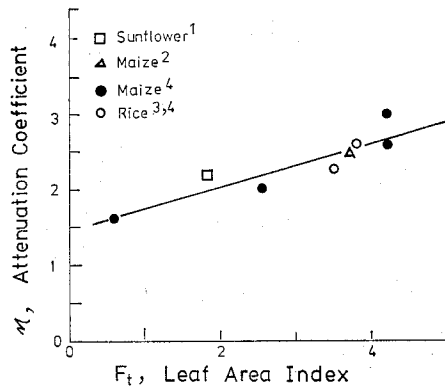


Fig. 4.2. Relation between LAI and the attenuation coefficient of mean wind velocity in various crop canopies. The figure is constructed from data of 1, Saugier<sup>192</sup>; 2, Goudriaan and Waggoner<sup>15</sup>; 3, Inoue et al.<sup>91</sup>; 4, Inoue and Uchijima<sup>92</sup>.

ろ、風速の減衰係数  $\eta$  と葉面積指数  $F_L$  の間には4.2図にみられるように、作物の種類にかかわらず広い  $F_L$  の範囲において直線関係が存在することがわかった。4.2図の結果から  $\eta$  は  $F_L$  のみの関数としてつぎのように表わされた。

$$\eta = 0.283F_L + 1.46 \quad (4.15)$$

群落内の摩擦応力の分布  $\tau(z)$  は、平均風速と葉面積密度  $f_L(z)$  および葉の抵抗係数  $C_d$  から、つぎのようにして求めた。

$$\tau(z) = \int_0^z \frac{1}{2} \rho C_d f_L(z) U^2(z) dz \quad (4.16)$$

葉の抵抗係数  $C_d$  は Thom (1971)<sup>222</sup> および Inoue and Uchijima (1979)<sup>92</sup> らにしたがって、

$$C_d(z) = CU(z)^{-1/2} \quad (4.17)$$

で与えた。(4.16) 式を積分するのに必要な地表面 ( $z=0$ ) の摩擦応力  $\tau_0$  は層流境界層を仮定して、つぎの式で求めた。

$$\tau_0 = 0.66 \rho U_s \nu \{U_s / (d_s \nu)\}^{1/2} \quad (4.18)$$

ただし  $\nu$  は空気動粘性係数(第II章)そして  $U_s$  は地表面上の風速であって、(4.14) 式に  $z=0$  を代入して求めた。また  $d_s$  は土壌団粒の大きさによって決まると考えられる地表面の代表長である。

地表面上の物質とエネルギーの輸送抵抗,  $r_{bn}$ , は層流境界層の理論値 (Monteith<sup>159</sup>) を葉の場合同様に2.5で割って、

$$r_{bn} = \frac{1.50 (d_s \nu / U_s)^{1/2}}{2.5 \nu} \quad (4.19)$$

で与えた。

以上の (4.12)~(4.19) 式によって、群落内の各葉層間の物質とエネルギーの輸送抵抗

$r_{bj}$  を，群落上の風速  $U_0$  と葉面積密度の垂直分布  $f_L(z)$  から求めた。

#### 2.4 群落内の二酸化炭素の輸送と光合成

群落内の葉層  $j$  における葉と周辺空気間の単位葉面積あたりの二酸化炭素 ( $\text{CO}_2$ ) 交換速度 (みかけの光合成速度) は，第Ⅱ章で説明されたつぎの式で表わされた。

$$P_{nj} = \frac{C_{aj} - \Gamma_j}{\frac{1}{2} (r_{acj} + r_{scj}) + r_{mj}} \quad (1 \leq j \leq n-1) \quad (4.20)$$

ただし，各記号は葉層を表わす添字  $j$  がつけられていることを除いては，(2.15) 式で説明したと同一内容，同一単位を表わす。葉面境界層および気孔の  $\text{CO}_2$  拡散抵抗 ( $r_{acj}$  と  $r_{scj}$ ) は水蒸気に対するそれらの抵抗値 ( $r_{avj}$  と  $r_{svj}$ ) から第Ⅰ章の (1.10) 式によってもとめることができる。一方葉肉抵抗  $r_{mj}$  は第Ⅱ章の (2.17) 式によって，葉面上の PAR 強度と葉温  $T_{Lj}$  の関数として与えた。さらに各葉層の光合成の  $\text{CO}_2$  補償点  $\Gamma_j$  は (2.18) 式によって葉温の関数として表わした。

光合成速度  $P_{nj}$  も，顕熱や水蒸気フラックスと同様に，直達光に照射されている葉面と日陰の葉面について別々に求めた。そして各葉層の直達光に照射されている葉面積指数と日陰の葉面積指数で重みづけて，最終的には単位土地面積あたりの  $\text{CO}_2$  フラックス  $P'_{nj}$  が求められた。

土壌面 ( $j=n$ ) の  $\text{CO}_2$  フラックス  $P'_{nn}$  は土壌呼吸に他ならず，それは地表面温度の関数として，つぎのように与えられた。

$$P'_{nn} = -R_s = -R_{s30} Q_{10s}^{(T_s - 30)/10} \quad (4.21)$$

ここで  $R_{s30}$  は地表面温度が  $30^\circ\text{C}$  のときの土壌呼吸速度 ( $\text{g CO}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ sec}^{-1}$ ) であり， $Q_{10s}$  は土壌呼吸の温度係数である。

以上のようにして各葉層の単位土地面積あたりの  $\text{CO}_2$  の吸収，放出速度  $P'_{nj}$  がもとまると，各葉層間の  $\text{CO}_2$  輸送量とそれによって生ずる群落内の  $\text{CO}_2$  濃度分布はつぎのようになる。

$$C_{aj} = C_{aj-1} - r_{bj} \sum_{j=1}^n P'_{nj} \quad (4.22)$$

また群落全体の単位土地面積あたりのみかけ (net) の光合成速度  $\phi_n$  はつぎのようになる。

$$\phi_n = \sum_{j=1}^{n-1} P'_{nj} \quad (4.23)$$

#### 2.5 群落の幾何学的構造

葉面積密度の垂直分布  $f_L(z)$  と葉の角度分布  $\Psi(\alpha, \beta)$  は第Ⅲ章で示された (3.6) 式と (3.11) 式によって与えられた。このモデルは有限多葉層よりなるものであるもので，(3.6) 式の連続型の葉面積密度の垂直分布は，厚さ  $\Delta z (= z_H/(n-1))$  の葉層に分割して計算に用いられた。

### 3. 数値解法とパラメータの値

#### 3.1 数値解法

実際の計算は群落を厚さの等しい19層に分割して行なった。しかも各葉層はさらに直達光に照射されている部分とそうでない部分にわけられるので，葉面の熱収支と顕熱および

水蒸気輸送に関係した連立方程式の総数はおよそ120となる。群落内の熱と水蒸気の輸送量およびそれにともなう生ずる温、湿度分布は、この約120元の連立方程式の解として与えられる。この連立方程式を解いて得られる各葉層の葉温と気孔抵抗の値を用いて光合成速度と $\text{CO}_2$ 濃度の分布が得られるが、この場合の連立方程式の数はおよそ40元である。

以上の連立方程式は多数の非線型項を含んでおり、解析的には解けないので、4.3図に模式的に示すようにニュートン・ラフソン法と単純反復収束法を併用して解かれた。このモデルは基本的なパラメータの値が与えられれば、ほとんどの圃場作物個体群に適用できるように一般化して、FORTRANによってプログラム化された。

### 3.2 シミュレーションに用いられたパラメータ値

上に説明したモデルを、広葉で水平に近い葉から構成されかつ草丈の高いヒマワリ個体群と、細葉で垂直に近い葉から成りかつ草丈の低い水稻個体群に適用して、群落上の気象条件との関連で群落内の微気象および光合成、蒸散を評価することを試みた。葉内外の拡散抵抗や光合成、蒸散に関係したパラメータについては、これら両作物の葉について2.1表に示されている値をそのまま使用した。葉および土壌面の光学的特性、そして日射条件に関係した諸パラメータの値には、3.1表に示された数値をそのまま用いた。以上の諸表

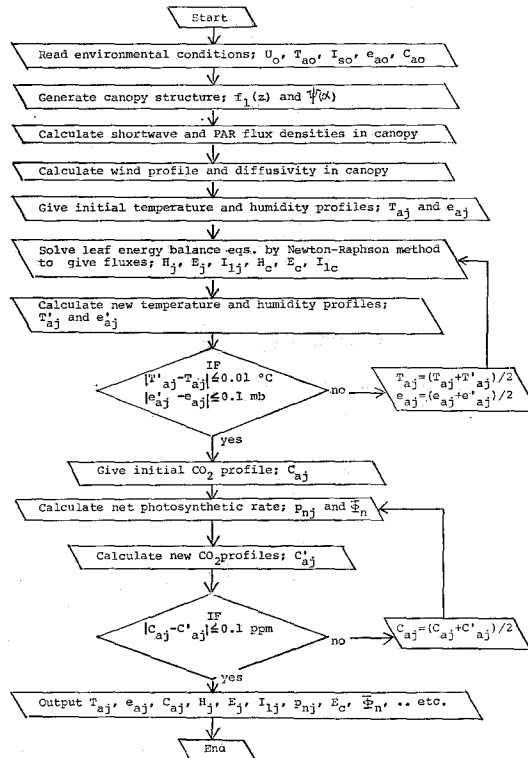


Fig. 4.3. Schematic representation of numerical solution procedure used in MICLAM, a model simulating crop microclimate, transpiration and photosynthesis in steady-states.



Table 4.1. Values of parameters used for the simulation of crop microclimate, photosynthesis and transpiration of rice and sunflower canopies, together with the parameters given in Tables 2.1 and 3.1.

parameter	explanation	values
$\bar{\alpha}$	average leaf inclination angle of canopy	65° (rice) 30° (sunflower)
$c$	proportional constant of leaf drag coeff. to wind speed	1.6*
$d$	characteristic leaf width (cm)	0.9 (rice) 18.0 (sunflower)
$d_s$	characteristic length of soil clod (cm)	5.0
$F_t$	total LAI of canopy	4.0
$\lambda$	leaf emissivity for longwave radiation	0.95
$Q_{10s}$	temperature coeff. of soil respiration	2.0
$R_{330}$	soil respiration rate at 30 °C ( $\times 10^{-8}$ gCO <sub>2</sub> cm <sup>-2</sup> sec <sup>-1</sup> )	2.0
$\sigma_\alpha$	standard deviation of $\bar{\alpha}$ (degree)	17°
$\sigma_z$	standard deviation of $\bar{z}$ (cm)	22 (rice) 34 (sunflower)
$\bar{z}$	mean height of leaf area density distribution (cm)	50 (rice) 120 (sunflower)
$z_H$	crop height (cm)	100 (rice) 200 (sunflower)

\* calculated from data of Inoue and Uchijima (1979)<sup>92)</sup>

に示されているパラメータに加えて、本シミュレーションでは4.1表に示すような各パラメータを水稻、ヒマワリ両個体群についてそれぞれ用いた。

#### 4. シミュレーション結果および考察

##### 4.1 気温、日射条件と群落微気象および光合成、蒸散

4.4図に、LAIが4.0の水稻群落について、群落上の気温が30°Cそして相対湿度70%のときの、日射が強い ( $1.4 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ ) 場合と弱い ( $0.6 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ ) 場合について求めた群落内の気象要素と単位空間あたりの光合成、蒸散速度の垂直分布のシミュレーション結果が示されている。4.5図にはヒマワリ群落について、同様なシミュレーション結果が示されている。

水稻、ヒマワリの群落内の微気象環境の最も大きく異なっている要素は、第III章で説明した放射環境であることがシミュレーションより明らかになった。

4.4および4.5図にみられるように、拡散係数  $K_a$  は群落表面より少し群落内に入ったところで最大になり、さらに群落内に入るにつれて指数曲線状に減少する。この拡散係数の分布パターンは Thom (1971)<sup>222)</sup> がソラマメ畑で測定によって得た分布パターンとよく似ているが、Uchijima and Wright (1964)<sup>239)</sup> がトウモロコシ群落について報告している単純指数型減衰パターンとは異なっている。拡散係数  $K_a$  が最大になる葉層の  $K_a$  の値は、草丈の高いヒマワリ群落の方が水稻よりも約2倍大きいことがみられた。

気温および葉温分布についてのシミュレーション結果をみると、日射が強いときには両作物群落とも、群落内の方が群落上よりも高くなる、いわゆる入射型の気温分布になり、

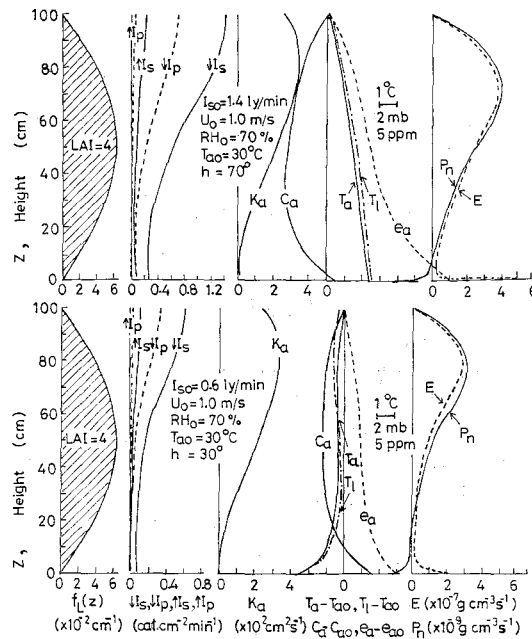


Fig. 4.4. Simulation results on vertical profiles of meteorological elements, and rates of net photosynthesis ( $P_n$ ) and transpiration ( $E$ ) per unit volume of space in a rice canopy at high (upper) and low (bottom) radiation conditions.  $f_L(z)$  is leaf area density;  $\downarrow I_s$  and  $\uparrow I_s$ , the downward and upward total shortwave radiation flux density;  $\downarrow I_p$  and  $\uparrow I_p$ , the downward and upward PAR fluxes;  $K_a$ , diffusivity;  $C_a$ ,  $\text{CO}_2$  concentration;  $T_a$  and  $T_L$ , air and leaf temperatures;  $e_a$ , water vapour pressure.

日射が弱くて気温が高いときには、群落内が群落上より気温が低くなって、放射型に近いような気温分布になることがわかった。入射型の気温分布のときには葉温は常に気温よりも高く、放射によって与えられたエネルギーは主として蒸散潜熱と顕熱として群落上に放出される。葉が水平に近くて受光量が多くかつ広葉で葉面境界層の抵抗の大きいヒマワリの上層葉では、葉一気温差がかなり大きくなることが認められる。

一方、放射型の気温分布の場合には、葉温は気温より一般に低くなり、顕熱は群落上より植被層に向けて流れ、群落内で顕熱が蒸散の潜熱に変換されることがわかった。

同じ入射型でもヒマワリと水稻群落では気温分布の型が異なり、ヒマワリでは群落中層で気温が最も高くなり、いわゆる能動層 (active layer) の存在が認められるが、水稻では群落下層ほど気温が高くなり、能動層はみられない。これは両作物群落内の放射強度分布が大きく異なることから考えていると考えられる。すなわち、4.4, 4.5図にみられるように、水稻では全短波放射  $I_s$  は群落下層までよく透入するが光合成有効放射  $I_p$  はごくわずかしき透入しない。これに対しヒマワリでは  $I_s$ ,  $I_p$  の両者とも群落下層にほとんど透入し

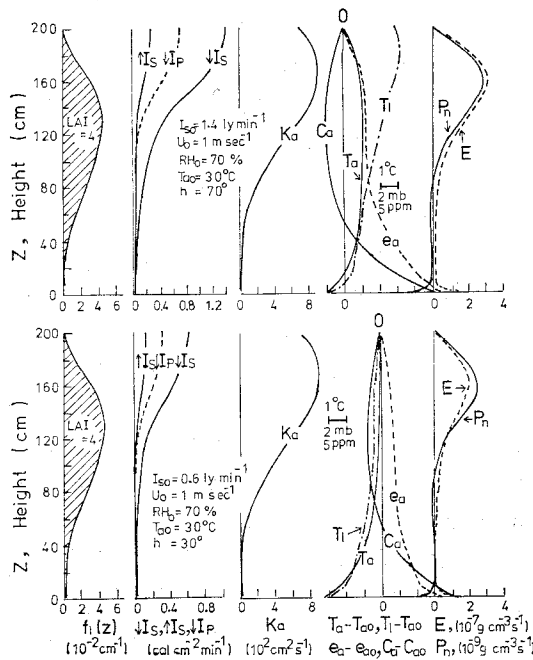


Fig. 4.5. Same as Fig. 4.5, but for a sunflower canopy.

ない。このため水稻では放射エネルギーは群落下層にかなり存在するが、そのほとんどが光合成に無効なものであって、4.6図にみられるように気孔は閉じた状態に近くなっている。このようなことから水稻群落の下層葉に吸収された放射エネルギーのほとんどが顕熱として放出されて周囲の気温を高める方向に作用すると考えられる。一方ヒマワリ群落では放射エネルギーのほとんどが上，中層葉によって吸収されるため，下層葉は中層葉から顕熱の形でエネルギーの供給を受けていることになる。以上のように群落内の気温分布は，放射の分布と気孔抵抗を介して，群落の幾何学的構造と密接に関係していることがモデルシミュレーションより示唆される。

植物群落内の気温分布は Geiger (1950)<sup>49)</sup>をはじめ多くの研究者によって測定されているが<sup>159), 192), 206), 233)</sup>，それらの測定結果は熱容量の大きい土壌あるいは水層の影響を受けた非定常過程の一断面を示すものであって，本シミュレーションで得られる気温分布の定常解と細部に渡って直接比較をすることは困難である。しかし本シミュレーションで得られた水稻群落の入射型の気温分布パターンは，鈴木ら (1943)<sup>206)</sup> の水稻圃場での測定結果のうちの気温分布が定常値に近くなると考えられる午後の分布パターン，および Monteith (1973)<sup>159)</sup> がオオムギ畑で測定した気温分布とよく対応していることがわかった。一方ヒマワリ群落についての気温分布のシミュレーション結果は，一般的傾向において，Saugier (1976)<sup>192)</sup> の測定結果とよく対応しているようである。

群落内の水蒸気圧力の分布のシミュレーション結果は，ヒマワリ，水稻とも下層ほど水蒸気圧力が高くなり，特に地表面付近でそれが急激に高まることが見られる。このような水蒸気圧力の分布パターンは，Monteith (1973)<sup>159)</sup> および Saugier (1976)<sup>192)</sup> の測定結果

とよく一致している。

つぎに4.4, 4.5図に示されている群落内の単位空間あたりの光合成, 蒸散速度すなわち  $\text{CO}_2$  と水蒸気の吸, 湧源強度の垂直分布についてのシミュレーション結果について説明する。ヒマワリ, 水稻とも光合成と蒸散は, 地表面付近を除き, きわめて類似した強度分布を示している。これは光合成, 蒸散ともその強度分布は, 放射エネルギーの分布と葉面積密度の分布によって第一義的に決定されることを示している。日射が群落下層までよく透入する水稻群落の方がヒマワリよりも群落下層の光合成と蒸散強度が高く, また同一群落でも日射が強く太陽高度が高いほど, 群落下層の光合成, 蒸散強度が高くなっている。このようなシミュレーション結果にみられる, 単位空間あたりの蒸散強度の垂直分布パターンは, Begg ら (1964)<sup>11)</sup> のトウジンビエ群落内での測定結果とよく一致している。また光合成の強度分布についてのシミュレーション結果は内嶋ら (1967)<sup>24)</sup> のトウモロコシ群落内での測定結果とよく一致している。

4.4, 4.5図に示された光合成と蒸散強度の群落内垂直分布から, 群落全体の光合成と蒸散のほとんどが群落の上層葉によって担われていることがわかる。日中の日射量の最高値に相当する  $1.4 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$  で太陽高度が  $70^\circ$  のときの, 日射が下層まで最もよく透入する場合でも, ヒマワリ群落では群落全体の光合成と蒸散の90%以上が, 水稻ではそれらの70%以上が群落の上半分の葉層によって担われていることがモデルより予測された。この比率は日射が弱くなるほど, また太陽高度が低くなるほどさらに大きくなる。以上のことからある程度繁った作物個体群の一日あたりの光合成, 蒸散量のほとんどが上層葉によって担われていると結論してよいと考えられる。

以上のことと第I章で示された葉の光合成能の垂直分布とから, ある程度以上に繁った作物個体群では群落全体の光合成のほとんどが, その時点で光合成能力が最も高くなる時期に相当する上層の活動中心葉によって荷なわれていると判断できる。

群落内の  $\text{CO}_2$  濃度  $C_a$  の垂直分布は, 光合成強度の分布と拡散係数  $K_a$  の分布によって決まるものである。水稻群落では  $\text{CO}_2$  濃度の最低濃度層は群落の中層ないしは中層よりやや下に現われるのに対し, ヒマワリではそれは中層よりやや上に現われることがわかった。ヒマワリ群落では下層の  $\text{CO}_2$  濃度がかなり高くなっていることがみられるが, これは土壌呼吸に加えて, 群落下層葉が日射不足のために呼吸による  $\text{CO}_2$  の放出を行なっていること, および群落下層の拡散係数が著るしく小さいことによるものである。このような群落の  $\text{CO}_2$  の濃度分布のパターンは, Saugier (1976)<sup>192)</sup> および内嶋ら (1967)<sup>24)</sup> の測定結果, そして内嶋・井上 (1970)<sup>241)</sup> の数値計算の結果ともよく一致している。

群落内の最低  $\text{CO}_2$  濃度は, 風速が  $1 \text{ m sec}^{-1}$  と弱くかつ日射が  $1.4 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$  と高く, 群落内の  $\text{CO}_2$  濃度プロファイルが最もよく発達するような条件下においても, 群落上よりも約 10 ppm 程度低いにすぎないことがわかった。このことから群落光合成に対する群落内  $\text{CO}_2$  濃度分布の影響は無視できるほどに小さいと考えられる。

以上のように群落内の気象要素並に光合成と蒸散強度の垂直分布は, 群落の構造と物質やエネルギーの輸送に関与する諸抵抗の大きさの分布に関係していることがわかった。群落内で物質やエネルギーの輸送に関与する各拡散抵抗 ( $r_b, r_a, r_s, r_m$ ) がどのように分布しているかを水稻群落について示したのが4.6図である。図は日射が  $1.4 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ , 太陽高度  $70^\circ$ , 風速  $1 \text{ m sec}^{-1}$ , 相対湿度70%そして気温が  $30^\circ\text{C}$  のときについてもとめたシ

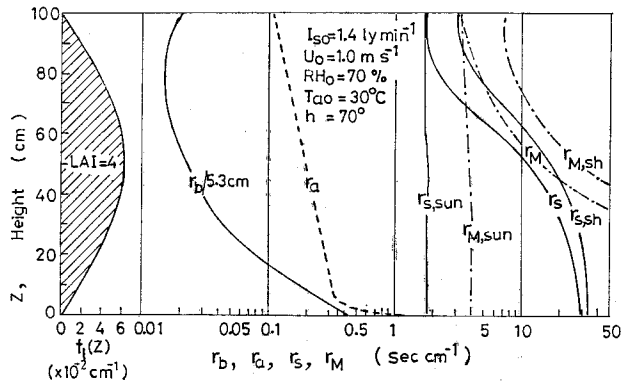


Fig. 4.6. Simulated vertical profiles of respective diffusion resistances in a rice canopy. The simulation was made for the same conditions as in the upper part of Fig. 4.4.  $r_b/5.3$  denote diffusion resistance of bulk air layer of 5.3 cm in thickness;  $r_a$ , the leaf boundary layer resistance;  $r_{s,sun}$ ,  $r_{s,sh}$  and  $r_s$ , the stomatal resistances of sunlit, shaded leaves and their weighted average;  $r_{M,sun}$ ,  $r_{M,sh}$  and  $r_M$ , the mesophyll resistances to  $\text{CO}_2$  transfer of the respective leaves and the weighted average.

ミュレーション結果である。群落内の葉層間の空気層の抵抗  $r_b$  は厚さ  $\Delta z$  が 5.3 cm の気層についての値であり，また気孔抵抗と葉肉抵抗は直達光に照射されている葉面 ( $r_{s,sun}$ ,  $r_{M,sun}$ ) と日陰葉 ( $r_{s,sh}$ ,  $r_{M,sh}$ ) についての値と，それらの加重平均値 ( $r_s$ ,  $r_M$ ) の垂直分布が示されている。

4.6図よりいずれの抵抗とも群落下層ほど大きくなるが見られるが，このうちの  $r_b$  と  $r_a$  は群落下層ほど風速が弱まることに起因しており，一方  $r_s$  と  $r_M$  は光合成有効放射 (PAR) の強度が低くなることに起因している。群落内の各抵抗の大きさは  $r_M > r_s > r_a > r_b$  の順になっており，それらのオーダーは  $r_b \approx 10^{-2} \sim 10^{-1}$ ,  $r_a \approx 10^{-1}$ ,  $r_s \approx 10^0 \sim 10^1$ ,  $r_M \approx 10^0 \sim \infty \text{ sec cm}^{-1}$  であって，葉の生理反応に関係している抵抗の方が物理的な拡散に関する抵抗よりも  $10^1$  ないしはそれ以上大きいことがわかった。広葉型のヒマワリ群落の  $r_a$  は水稻のそれよりもかなり大きい，オーダー的には上に示した範囲に含まれた。

4.6図に示されている結果は，風速が弱くかつ日射が高くて， $r_b$  および  $r_a$  と  $r_s$  および  $r_M$  の大きさの差が小さくなるような条件下での値であり，風速が強かったりあるいは日射の弱い場合には両者の差はさらに大きくなる。以上要するに，作物群落の蒸散あるいは光合成の大小は，葉内の生理反応に密接に関係している  $r_s$  あるいは  $r_s$  と  $r_M$  に影響を及ぼす要因によって支配され，水蒸気あるいは  $\text{CO}_2$  の物理的な拡散の直接的な影響はきわめて小さいと結論づけられる。この点が第 I, II 章で示された個葉の場合と群落とで大きく異なる点である。作物個体群内において  $r_s$  と  $r_M$  の大きさを支配する第一の要因は，日射と群落構造によって決定される，群落内の PAR 強度の分布である。

$r_a$  と  $r_b$  は水蒸気あるいは  $\text{CO}_2$  の輸送を通じて直接的に光合成や蒸散に及ぼす影響は

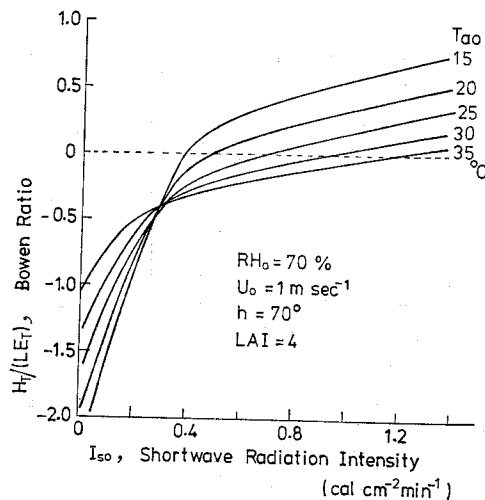


Fig. 4.7. Simulated relation between Bowen's ratio and air temperature and radiation conditions for a rice canopy with LAI=4.0. Environmental conditions above the canopy are 70% in relative humidity, 1.0 m sec<sup>-1</sup> in wind speed and 70° in sun altitude. The air temperature is denoted with numeral on each curve.

小さい。しかし、 $r_a$ と $r_b$ は葉温分布にかなり大きな影響を及ぼし、そのことを通じて後述されるように $r_s$ と $r_M$ に影響し、さらには光合成と蒸散に対しても間接的に少なからぬ影響を及ぼしていることは認めなければならない。

作物群落内の気温は、群落上の気象条件如何によっては、群落の外より高くなったり（入射型）あるいは低くなったり（放射型）することはすでに示した。放射型の場合には、群落は顕熱の吸源となり、その熱は群落内で蒸散潜熱あるいは放射熱に変換されて、群落上に再び放出される。このような逆転現象は高温・乾燥条件下でしばしば観測されている（Rosenberg<sup>183</sup>、伊藤・長谷場<sup>95</sup>）ことであるが、この場合には群落からの潜熱輸送量に対する顕熱輸送量の比として知られているボーエン比（ $H_T/LE_T$ ）は負の値となる。4.7図は、日射・気温条件に対応してボーエン比がどのように変化するかを水稻群落について示したものである。

湿度一定の条件下では気温が高いほど大気飽差は大きくなる。このことから4.7図に示されているシミュレーション結果は、日射が強いほどまた飽差が小さいほどボーエン比は大きくなり、日射が弱いときには逆に飽差が小さいほどボーエン比は小さくなると要約される。飽差が極度に大きいときには、日射がかなり強くても、群落は顕熱の吸源として作用することがわかった。4.7図において、全短波放射が $0.3 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ 付近で気温条件にかかわらずボーエン比がほぼ等しくなる点が見られるが、これが何によって生じたものであるかについてはよく分らない。ヒマワリ群落においても、日射・気温条件とボーエン比との関係は4.7図の水稻の場合とほぼ同一であった。

水稻とヒマワリ群落についての、単位土地面積あたりの群落光合成（ $\Phi_n$ ）、蒸発散（ $E_T$ ）

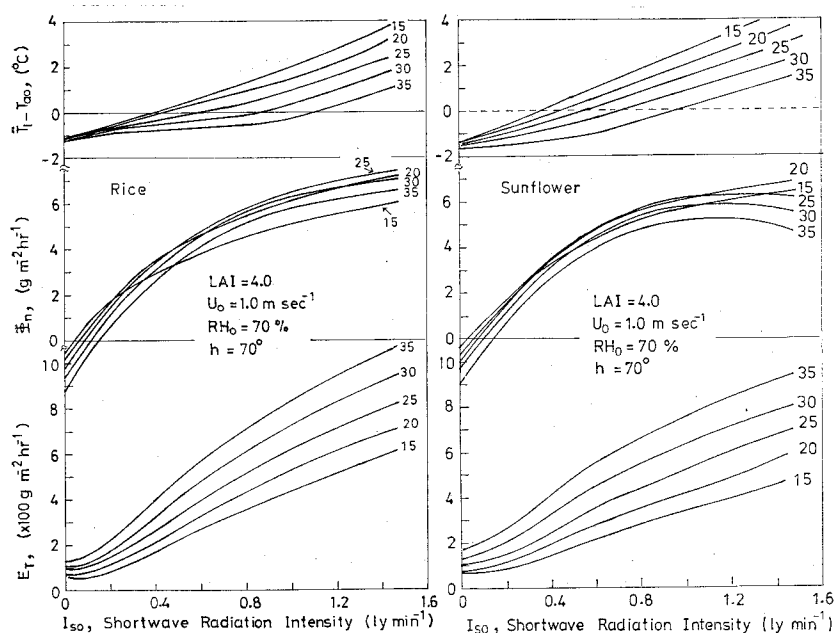


Fig. 4.8. Simulation results on average canopy temperature ( $\bar{T}_L$ ), net canopy photosynthesis ( $P_n$ ) and evapotranspiration ( $E_T$ ) of rice and sunflower as a function of air temperature above canopy ( $T_{ao}$ ) and shortwave radiation intensity ( $X$  axis with radiation intensity). Air temperature is denoted with numeral on each curve, and other conditions the same as in Fig. 4.7.

速度および群落の平均葉温と外気温との差と，気温，日射条件との関係のシミュレーション結果は4.8および4.9図に示すようであった。4.8図にはこれらの関係が全短波放射強度を横軸にとって示されており，4.9図には気温を横軸にして示されているが，いずれの場合も LAI が4で，風速  $1 \text{ m sec}^{-1}$ ，相対湿度70%のときのシミュレーション結果である。

4.8図において，水稻，ヒマワリ 両群落とも暗黒下の群落の平均葉温は，すべての気温条件下において，外気温より  $1 \sim 2^\circ\text{C}$  低いことがみられる。日射強度の上昇とともに弱光域では葉温はゆるやかに，そして蒸散は急激に高まるが，これは第I章で示したように弱光域では気孔が開くことを反映して現われたものである。

個葉の光合成能はヒマワリの方が水稻よりも高いにもかかわらず，強光条件下の群落光合成は水稻の方がヒマワリより高く現われるのは，第III章で示されたように，垂直葉型の水稻群落の方がヒマワリよりも日射が下層までよく透入することによる。また両作物の葉の最小気孔抵抗値  $r_{s,\min}$  はほぼ等しいにもかかわらず，強光下での群落の蒸発散量は水稻がヒマワリに勝るのも，群落構造の違いとそれともなう群落内の日射環境の違いを反映して現われたものである。以上のように，個葉の光合成，蒸散能の大小は直に個体群のそれらの大小に反映するのではなく，個体群の場合群落構造を介した微気象環境の複雑な影響を受けて，個葉の場合とは異なったものになることをシミュレーション結果は示して

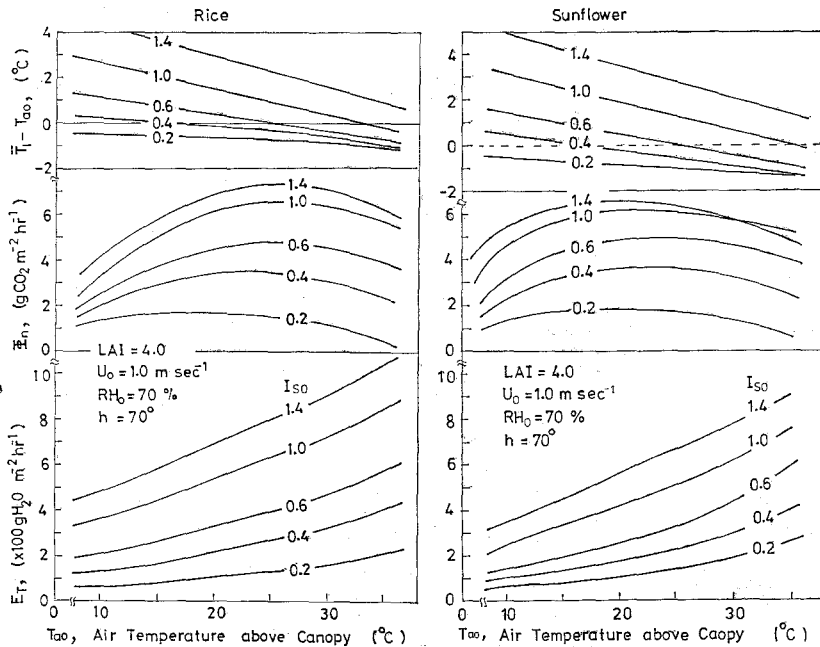


Fig. 4.9. Same as Fig. 4.8, but with X axis with air temperature. Numerals on the curves denote shortwave radiation intensity ( $\text{cal cm}^{-2} \text{min}^{-1}$ ).

いる。

水稻個体群の光—光合成曲線はすべての温度条件下とも不飽和型になるが、ヒマワリの場合高気温下では飽和しないしは最適値型に、低気温下では不飽和型になることがモデルより予測された。低気温下で光—光合成曲線が不飽和型になるのは、放射の増加とともに葉温が上昇して葉肉抵抗が小さくなることを反映している。高気温下で水稻とヒマワリ群落の光—光合成曲線の形が異なるのは、第1に群落構造とそれとともに群落内放射環境が異なることによる。さらにヒマワリの場合、葉面環境層の抵抗が大きいので、強日射条件下では葉温が過度に上昇して、そのために葉—空気間の飽差が増大して気孔抵抗が大きくなったりあるいは光合成の炭酸ガス補償点が高まったりして、高気温下の強日射は光合成を抑制する方向に作用すると考えられる。

水稻群落の光—光合成曲線のシミュレーション結果は、一般的なパターンにおいて、村田 (1961)<sup>164)</sup> および田中 (1972)<sup>220)</sup> の測定結果とほぼ一致している。

4.9図の気温—光合成関係のシミュレーション結果では、群落光合成に及ぼす気温の影響は日射が強いほど顕著になり、また光合成の最適気温は日射が増すにつれて高温側に移行することがみられる。またヒマワリ群落の方が水稻よりも光合成の適温域が低温側に広がっていることもみられる。個葉の光合成の温度反応を支配する葉肉抵抗  $r_M$  の温度依存性には、水稻とヒマワリでは大きな差異はみられなかった (第I章)。にもかかわらず個体群の気温—光合成関係に大きな差異が生ずるのは、ヒマワリ群落の葉温、とくに群落光合成の担い手である上層葉の葉温が、気温より著るしく高くなる (4.5図) ことに起因し



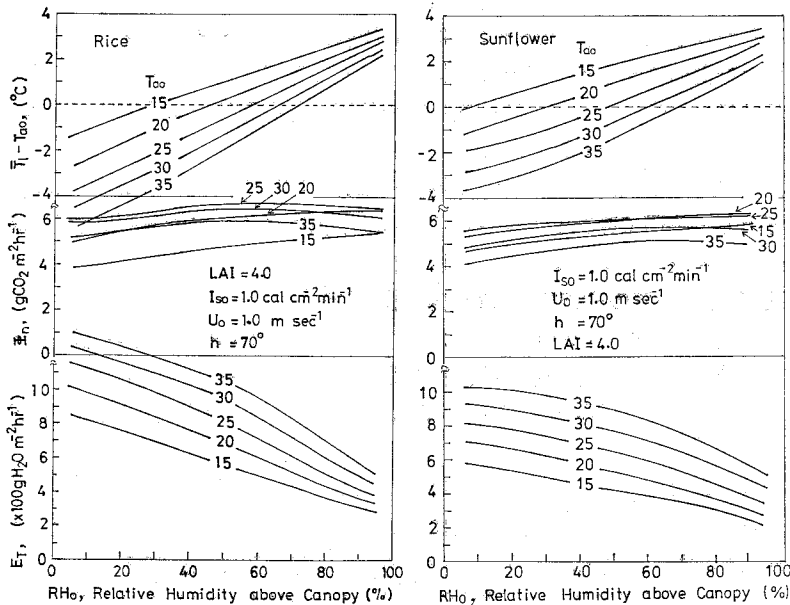


Fig. 4.10. Simulation results of the effect of relative humidity above canopy on the average temperature ( $\bar{T}_L$ ), net photosynthesis ( $\phi_n$ ) and evapotranspiration ( $E_T$ ) of rice and sunflower canopies at different air temperature. The numeral on each curve denotes air temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ) above the canopy.

ている。以上のように，ヒマワリ個体群の方が水稻よりも低気温下の光合成が高いことがモデルシミュレーションより予測された。

#### 4.2 湿度条件と群落微気象および光合成，蒸散

群落上の気温，湿度条件との関連における，ヒマワリ，水稻群落の平均葉温と外気温の差，および光合成，蒸発散のシミュレーション結果が4.10図に示されている。図に示されている結果はいずれも，葉面積指数4.0，全短波放射強度  $1.0 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$  そして風速  $1 \text{ m sec}^{-1}$  の場合について求められたものである。

ヒマワリ，水稻群落とも平均葉温は湿度の低下とともに，高湿度域では急激にそして低湿度域では緩かに低下することがみられる。一方蒸散は葉温とは逆に，湿度の低下とともに増加するが，両作物群落とも低湿度下では蒸散の増加の頭打ち傾向がみられた。このような低湿度下の葉温，蒸散の湿度反応は，第I章で示されたように低湿度下で気孔が閉じることと，群落内の水蒸気濃度が外気より高くなる（4.4，4.5図）ことを反映して現われるものである。

群落光合成に及ぼす湿度の影響は，気温が著るしく低いときを除いては，孤立した個葉の場合（2.3図）に比較して非常に小さいことが明らかになった。低気温下で湿度の低下によって光合成が低下するのは，葉温が下がって葉肉抵抗（ $r_m$ ）が増大することによるものである。個葉に比較して群落では光合成に対する湿度の影響が小さくなる原因としてつぎのことが挙げられる。第1に，4.6図に示されたように，群落内では湿度に影響されない

葉肉抵抗が葉の相互遮蔽による光不足のためにかかなり大きな値になっており、このために湿度の影響を受ける気孔抵抗の光合成に対する影響度が相対的に低下すること。第2に、低湿度下では群落内の気温は外気温より低くなりまた葉温も低くなるのに対し、湿度は群落内の方が外気より高くなって、葉-空気間の飽差は気孔抵抗を著るしく増大させるほどには大きくならないことが挙げられる。

以上のように、葉が孤立して存在する場合には光合成は大気湿度の影響を直接的に受けるが、群落として集団で存在する場合には葉の蒸散機能によって大気湿度の影響が緩和されることがモデルシミュレーションより示された。

#### 4.3 風速条件と群落の微気象および光合成、蒸散

群落上の風速と、LAI 4.0の水稻およびヒマワリ群落の平均葉温と外気温の差 ( $\bar{T}_L - T_{ao}$ )、光合成  $\phi_n$  および蒸発散速度  $E_T$  との関係のシミュレーション結果が4.11図に示されている。同図は全短波放射強度が  $1.0 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$  で相対湿度70%の条件に対応するものである。

4.11図より群落の平均葉温  $\bar{T}_L$  は、風速の増加につれて指数曲線状に低下して気温に近づくことがわかった。一方、蒸発散速度は低気温下では風速にほとんど影響されないか、あるいは風速の増加とともにわずかに減少するが、高気温下では風速  $8 \text{ m sec}^{-1}$  付近まで風速とともに増加した。高気温下で蒸発散速度が風速とともに増加するのは、葉面境界層の水蒸気輸送抵抗  $r_a$  と葉層間の拡散抵抗  $r_b$  の両者が風速によって減少するためである。低気

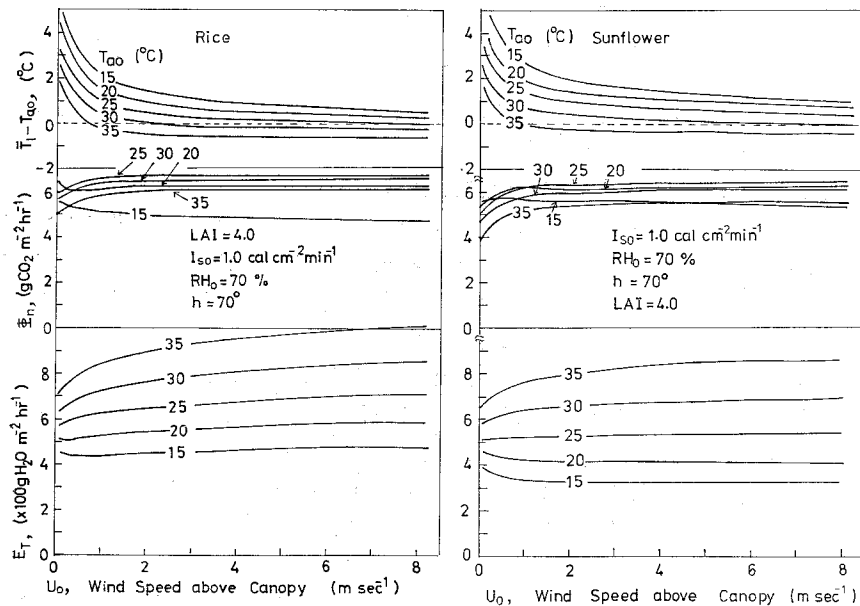


Fig. 4.11. Simulation results on the effect of wind velocity above canopy on average leaf temperature ( $\bar{T}_L$ ), net photosynthesis ( $\phi_n$ ) and evapotranspiration ( $E_T$ ) of rice and sunflower canopies at different air temperatures. The numeral on each curve denotes the air temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ) above the canopy.

温下で蒸発散速度に対する風速の影響が小さくなるのは，上述の過程による風の蒸散促進作用と葉温低下による抑制作用が拮抗するためと考えられる。

群落光合成速度  $\phi_n$  に及ぼす風速の影響は気温が低いときには負に，気温が高いときには正に現われることがわかった。低気温下で  $\phi_n$  が風速とともに減少するのは葉温が低下して葉肉抵抗が大きくなることを反映しており，高気温下で風によって  $\phi_n$  が増加するのは，前述の  $r_a$  と  $r_b$  が小さくなることに加えて，葉温の過度の上昇が抑制されるためである。

4.11図に示された群落光合成に及ぼす風速の影響は，孤立した個葉の場合(2.4図)に比較して小さいことがわかった。すなわち風が  $10 \text{ cm sec}^{-1}$  の無風時に近いときに対する風速  $4 \text{ m sec}^{-1}$  のときの  $\phi_n$  の増加率は， $r_a$  の小さい水稻群落で最大20%程度， $r_a$  の大きいヒマワリ群落で最大30%程度であった。実際圃場の風速は通常  $1 \text{ m sec}^{-1}$  以上であり，このような条件下での風速の  $\phi_n$  に及ぼす影響は10%以下であって，きわめて小さいことがわかった。以上のように個葉の場合に比較して，群落光合成に及ぼす風速の影響が小さくなるのは，4.6図にみられるように群落光合成は葉肉抵抗  $r_M$  によって主として律速されており，そしてこの  $r_M$  は風速の直接的な影響を受けないことによる。

矢吹ら(1972)<sup>272)</sup>は水稻個体群の光合成速度を空気力学的方法で測定して，日射が強い場合には風速  $2 \text{ m sec}^{-1}$  と  $3 \text{ m sec}^{-1}$  では光合成速度に50%ないしはそれ以上の差異がみられることを示している。また Oikawa (1978)<sup>172)</sup> もモデル計算によって，風速が  $1 \text{ m sec}^{-1}$  と  $5 \text{ m sec}^{-1}$  では群落光合成は25%ないしはそれ以上異なることを示している。Oikawa のモデルでは葉面境界層の抵抗  $r_a$  が気孔抵抗  $r_s$  に匹敵するほどの大きさになっていることから，このような結果が生じたものと思われる。

本シミュレーションでは群落上の  $\text{CO}_2$  濃度  $C_{a0}$  は一定とされている。ところが，実際には  $C_{a0}$  は群落の光合成強度や風速によって変化する。そのために本シミュレーションでは風速の群落光合成に及ぼす影響が過少評価される傾向にあるが，それにしても上に引用されたような，風速の光合成に及ぼす大きな影響を，現在の物質生産や群落微気象についての知見からモデル的に説明することはきわめて困難である。

#### 4.4 シミュレーション値と実測値の比較

前節までに示した外部気象条件と作物群落の微気象および光合成，蒸(発)散との関係のシミュレーション結果は，風速が光合成に及ぼす影響を除いては，これまでに発表されている測定結果あるいは別のモデルによる予測結果と定性的には一致している。シミュレーション結果と実測値の比較がこのように定性的なものにならざるを得なかったのは，測定時の環境条件が明記されていなかったり，あるいは光合成と蒸(発)散が自然状態のままで測定されていなかったりしたことによるものである。

最近国際稲研究所(IRRI)のTomar and O'toole (1979)<sup>231)</sup>は水稻圃場からの蒸(発)散量の日変化の測定結果をそのときの詳細な気象データとともに発表している。彼らの蒸(発)散速度の測定データはマイクロライシメータによる直接測定の結果であって，かなり正確なものと考えられる。そこで本モデルに彼らの気象データを入力し，気象条件から水稻圃場の蒸(発)散量の予測を行ない，彼らの測定データと比較してみた。彼らが測定に用いた水稻品種はインド型の「IR 36」であったが，気孔抵抗，群落構造およびその他シミュレーションに必要な稲の生理・生態に関するパラメータには，2.1, 3.1および4.1表

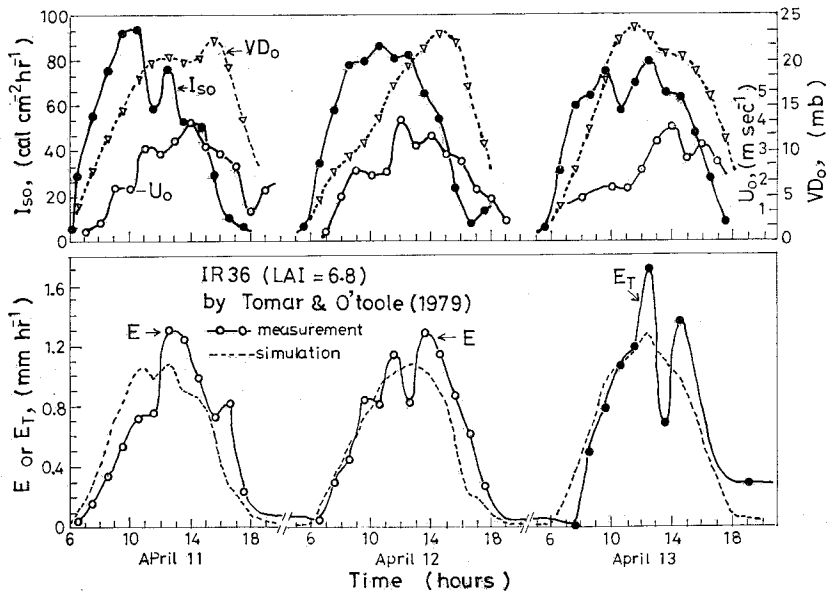


Fig. 4.12. Comparison of simulated transpiration ( $E$ ) or evapotranspiration ( $E_T$ ) with that of measurements in a rice field at IRRI by Tomar and O'toole (1979)<sup>261)</sup>.  $VD_0$  denotes the water vapour pressure deficit of air above canopy,  $I_{s0}$ , the shortwave radiation intensity and  $U_0$ , the wind speed.

に示された日本晴についての値がそのまま使用された。

水稻圃場からの蒸散  $E$  あるいは蒸発散  $E_T$  の日変化の測定結果とシミュレーション結果の比較は4.12図に示すようであった。モデルによる予測値の方が実測値より蒸(発)散の日変化の位相が約1時間早くなっていることがみられるが、これはつぎのような理由によるものと考えられる。すなわちモデルは定常状態を仮定しているのに対し、実測値は非定常過程を測定しているものであって、水や稲体の温度が定常値に達するのに若干の時間遅れが生じる。

4.12図において、日中の蒸(発)散速度が最大値に達するときの蒸(発)散速度のシミュレーション値は実測値をやや下まわっていることがみられる。日中のこの時刻の飽差  $VD_0$  は25 mb 近くに達しており、このように高い  $VD_0$  の条件下では、このモデルでは第1章の実験結果から気孔が閉じて蒸散が抑制されるようになっている。ところが Tomar and O'toole (1979)<sup>231)</sup> の測定データでは蒸(発)散速度は  $VD_0$  が30 mb 近くまで  $VD_0$  に比例して増加している。この点が日本型水稻とインド型水稻の生理特性の違いによるものか、あるいは別の原因によるものかについてはより詳細な実験的検討を必要とする。

4月13日の測定データでは日中に蒸発散速度の大きな変動がみられるが、気象の経過からは蒸発散速度にこのように大きな変動を生じさせるような原因は見当らず、これは測定時に何らかのミスがあったためではないかと考えられる。以上のように細部においては若干のくい違いがあるものの、モデルによる蒸(発)散速度の予測値は実測されたその日変化のパターンをかなりよく説明していると判断された。

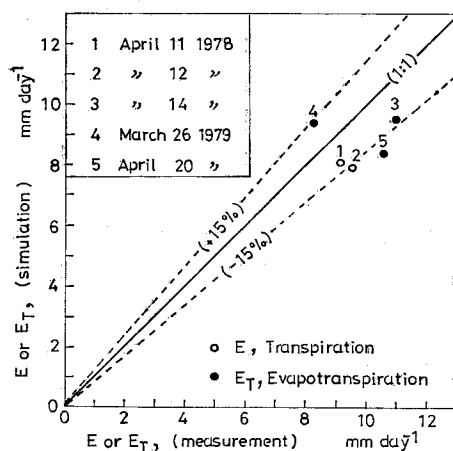


Fig. 4.13. Comparison of simulated daily transpiration ( $E$ ) or evapotranspiration ( $E_T$ ) with that of measurements in a rice field at IRRI by Tomar and O'toole (1979)<sup>231)</sup>.

4.13図には、Tomar and O'toole (1979)<sup>231)</sup>の気象データを用いて本モデルによって計算された日蒸（発）散量と彼らの実測値との比較が示されている。比較に用いられた5例中4例までがシミュレーション値は実測値を約15%下まわっているが、これはすでに説明した理由によるものと思われる。一方モデルによる計算値が実測値を上まわった1例は、LAIが1.8ときわめて小さくこのため水面からの蒸発が全体の蒸発散量のかなりの割合を占めていたものと考えられる。このモデルではすでに述べたように、地中伝導熱量に対して大まかな見積りがなされている。LAIが大きくて地中伝導熱量が小さいときには、この見積りは大きな問題とならないが、LAIが小さいときにはこのような地中伝導熱量の与え方は適切ではなく、したがって水面からの蒸発量の予測値も精度的に問題があるものと考えられる。

以上のように若干の問題点はあるものの、本モデルによって気象データから、生態型の異なるインド型水稻の日蒸（発）散量の予測を行なった場合、限られたデータの範囲内ではあるが、±15%の精度でそれを予測できることが確められた。

## 5. 群落光合成モデルの単純化

前節までにおいて、気象条件と作物の生理・生態的諸特性とから作物群落の微気象および光合成，蒸散を説明・予測するためのモデル MICLAM が提出され、MICLAM によるシミュレーション結果は1，2の例外を除き実測データをかなりよく説明することが示された。この MICLAM は光合成，蒸散に影響を及ぼす土壤水分以外のほとんどすべての気象要素の影響を考慮したものであるが、シミュレーション結果の検討から、気象と作物の生長との関係をとらえていく上で重要な要素とそうでない要素とが明らかになってきた。

この MICLAM は本論文の第VI章の気象の経過から作物個体群の生長動態を説明・予測するモデルのサブモデルとなるものである。このようなより大きなモデルに MICLAM

を組込む場合、物質生産あるいは生長に対する影響度の小さい要素を除いて単純化して組込んだ方が、モデルを不必要に複雑なものにするよりもシミュレーションの結果が理解し易くなると同時に、計算時間の無駄も省ける。以上のことから MICLAM によって予測される気象と作物群落の光合成との間の基本的な関係は保持しつつも、より大きな生長のモデルに組込めるように、以下に示すようなモデルの単純化を行なった。

前節までにおいて、気象と作物個体群の物質生産との関係において最も大きな影響を及ぼす気象要因は日射であり、気温がこれにつぐことが明らかにされた。一方、大気湿度、風速および群落内の  $\text{CO}_2$  濃度は、通常の圃場気象条件下では物質生産に対する影響が非常に小さい要因であることがわかった。さらに大気湿度と風速は、その物質生産に及ぼす影響のかなりの部分が葉温を介して現われることも示された。以上のことから日射と葉温の二つの要因を考慮すれば、MICLAM によって示された現象の大部分は説明できると考えられる。

以上のような考え方のもとに、水稻、ヒマワリ群落の平均葉温は、MICLAM によるシミュレーション結果に基づいて、葉面積指数、飽差、群落上の日射強度および風速の関数としてつぎのように表わされた。

$$\bar{T}_L - T_{a0} = f(F_t, VD_0, I_{s0})f(U_0) \quad (4.24)$$

ここで  $f(F_t, VD_0, I_{s0})$  は群落の平均葉温と外気温との差 ( $\bar{T}_L - T_{a0}$ ) を、葉面積指数  $F_t$ 、群落上の飽差  $VD_0$  および全短波放射強度  $I_{s0}$  の関数として表わすテーブル関数であり、 $f(U_0)$  は群落の平均葉温に対する風速の効果を表わす関数である。テーブル関数  $f(F_t, VD_0, I_{s0})$  の値は、水稻、ヒマワリ両群落について、 $\text{LAI}=1$  と  $\text{LA}=4$  の場合について 4.14 図に示されている。群落の平均葉温に及ぼす風速の影響を表わす関数 ( $U_0$ ) は、4.11 図の上段に示されているシミュレーション結果を風速  $1 \text{ m sec}^{-1}$  のとき 1.0 として無次元化して用いた。

以上のように物理法則および生理・生態的因果関係に根ざした複雑なモデルによって予測される結果を簡単なテーブル関数に置きかえて、よりレベルの高いモデルに組込んでいく方法は、モデルの階層構造化 (hierarchical approach, van Keulen (1975)<sup>249</sup>) に他ならない。

個葉の真の (gross) 光合成速度と光合成有効放射強度との関係は第 III 章で示されたつぎの式で与えられた。

$$P_g = \frac{bI_p}{1 + aI_p}$$

パラメータ  $b$  はすでに示されたように光合成の光化学反応に関係した定数であって、温度にはほとんど無関係に (3.23) 式で与えられ、その値は 3.1 表に示されている。一方パラメータ  $a$  は (3.24) 式で示されたように、光合成の暗反応、二酸化炭素の拡散および暗呼吸に関係しており、それは葉温、湿度および風速の関係である。しかしすでに述べたように風速と湿度の直接的な影響は小さいことから、 $a$  は葉温のみの関数として表わすことにした。風速  $1 \text{ m sec}^{-1}$ 、相対湿度 70% のときの、水稻、ヒマワリの葉の  $a$  と葉温との関係を (3.24) 式でもとめたところ、4.15 図に示すようであった。4.15 図の関係もテーブル関数としてあらかじめ計算機に読みこまれた。

以上のようにして個葉の光合成速度と PAR および葉温との関係、そして群落の平均葉

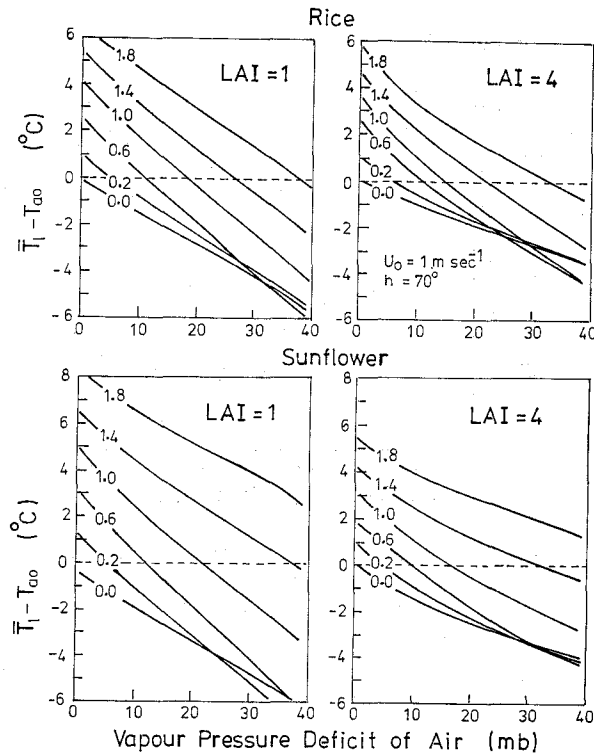


Fig. 4.14. Simulated average canopy temperature ( $\bar{T}_L$ ) of rice (upper) and sunflower (bottom) canopies as functions of LAI, total short-wave radiation intensity ( $I_{s0}$ ) and water vapour pressure deficit of air above the canopy. Other environmental conditions were 30 °C in air temperature, 1 m sec<sup>-1</sup> in wind speed and 70° in sun altitude.

温が与えられると、第 III 章で示された諸式を用いて、群落上の気象条件、群落構造および葉面積指数との関連において作物群落の光合成を評価することが可能である。このように簡略化された群落光合成モデルによって、前節までに示された物理法則および生理・生態的因果関係に忠実な MICLAM によるシミュレーション結果がどの程度の精度で近似できるかを調べた。すなわち、葉面積指数 4.0 のヒマワリと水稻個体群について、全短波放射強度が 0~1.4 cal cm<sup>-2</sup> min<sup>-1</sup>、気温が 15~35°C、相対湿度が 30~90%、風速が 0.5~8 m sec<sup>-1</sup> として CO<sub>2</sub> 濃度が 330 ppm の環境範囲において、種々の環境条件に対応したみかけの群落光合成速度が両モデルによって評価されて比較された。その結果は 4.16 図に示すようであった。

4.16 図にみられるように、作物個体群の群落光合成の成立過程に関与する物理的、生理・生態的因果関係に基づいて導かれた MICLAM によって評価される群落光合成  $\phi_n$  と、それを単純化したモデルによる  $\phi_n$  の評価値とは幅広い気象範囲において、ほぼ ±10% の

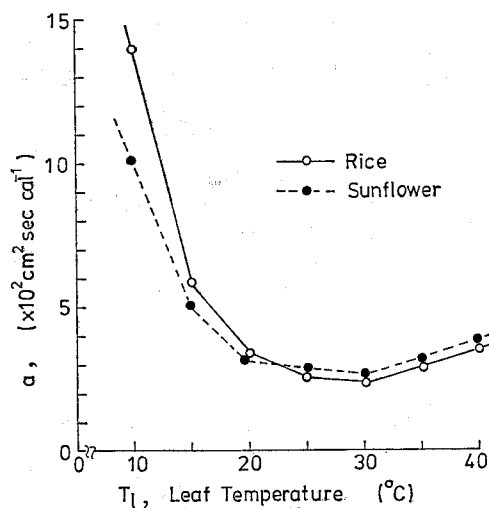


Fig. 4.15. The parameter  $a$  of the rectangular hyperbolic equation for photosynthesis-PAR response curve of rice and sunflower leaves as a function of leaf temperature ( $T_L$ ).

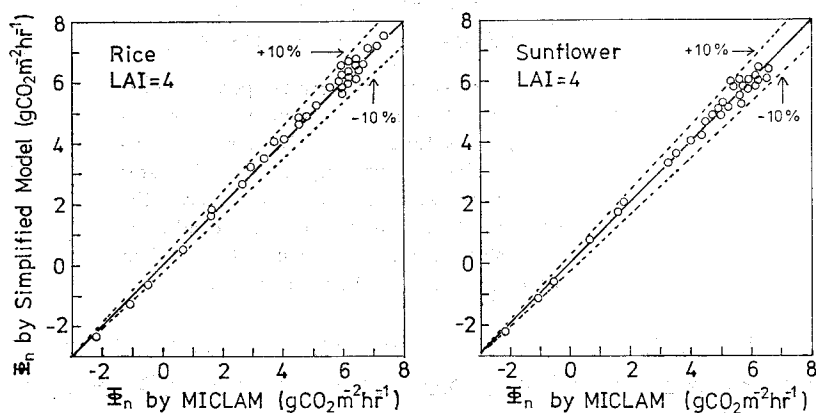


Fig. 4.16. Comparison of net photosynthesis of leaf canopy ( $\Phi_n$ ) simulated by MICLAM with that by its simplified model for rice and sunflower crops.

範囲で一致することがわかった。すなわち単純化されたモデルによっても、群落光合成と気象環境との間の複雑にして多様な関係はかなり高い精度で予測できると考えられる。

以上のように葉温と日射条件のみを考慮したモデルによって、通常の気象範囲における作物個体群について考えられる群落光合成反応の大部分が説明できるのは、すでに述べられたつぎのような理由によると考えられる。すなわち、通常の気象範囲において作物個体



群の群落光合成を律速している最大の要因は日射条件であり，ついで温度条件がこれにつぐ。一方，湿度，風速あるいは群落内の  $\text{CO}_2$  濃度等の要因の光合成に及ぼす影響はきわめて小さく，またそれらの影響のかなりの部分は葉温を介して現われると考えられる。

## 6. 要約

前章までにおいて明らかにされた，作物の個葉の光合成，蒸散作用と気象環境との関係や群落の幾何学的構造と群落内の日射分布との関係，さらに群落内の物質とエネルギーの輸送に関するこれまでの知見に基づいて，作物群落の微気象および光合成，蒸散の成立過程がモデル化された。このモデルを用いての数値シミュレーションによって，群落微気象と光合成，蒸散作用との間の相互依存的な関係が外部気象条件との関連において解析されてつぎのようなことが明らかにされた。

(1) 作物群落内の気温や湿度の垂直分布は，日射条件と群落構造によって決定される群落内の光エネルギーの分布，そして光エネルギーに主として依存する気孔抵抗の分布に密接に関係している。

(2) 作物群落の光合成あるいは蒸散を，群落を構成する個々の葉と群落上の気層との間の二酸化炭素あるいは水蒸気の交換としてとらえたとき，その過程に関与する群落内の気層の輸送抵抗  $r_b$ ，葉面境界層の抵抗  $r_a$ ，気孔抵抗  $r_s$  および葉肉抵抗  $r_m$  の大きさは，通常の気象条件下における LAI が 4.0 の水稻とヒマワリ個体群ではつぎのオーダーになることがわかった。 $r_b \sim 10^{-2} \sim 10^{-1}$ ， $r_a \sim 10^{-1}$ ， $r_s \sim 10^0 \sim 10^1$  そして  $r_m \sim 10^0 \sim \infty \text{ sec cm}^{-1}$ 。このように葉の生理作用に関係している  $r_s$  あるいは  $r_m$  の方が，物質やエネルギーの純物理的な拡散に関係している  $r_b$  や  $r_a$  よりも  $10^1$  ないしはそれ以上大きい。群落内で  $r_s$  や  $r_m$  が大きくなるのは主として葉の相互遮蔽による日射不足によるものである。

(3) 作物の光合成，蒸散と気象環境との関係は孤立した個葉と群落とでは大きく異なる。すなわちストレス的な環境条件の影響は，群落条件下では個葉の場合ほど強く現われないことがみられた。これは作物個体群がその構造と生理機能を通じて外界のストレス的環境を緩和するような微気象環境を形成することからきている。

(4) 作物群落は日中の通常の気象条件下では顕熱の湧源として作用するが，日射が低かったりあるいは日射が高くても気温が高くかつ湿度の低いときには顕熱の吸源として作用する。

(5) モデルから予測された外部気象条件と，群落の微気象および光合成，蒸散との関係は，これまでに発表されている実験データおよび別のモデルによるシミュレーションの結果と比較して，風速が光合成に及ぼす影響を除いては，ほぼ妥当なものであることがわかった。またこのモデルによって，Tomar and O'toole (1979)<sup>231)</sup> の水稻圃場からの蒸散の測定データが， $\pm 15\%$  の精度で説明できる。

(6) 通常の気象条件下で作物個体群の群落光合成に最も大きな影響を及ぼしている気象要因は日射で，ついで気温がこれにつぐ。一方，湿度，風速そして群落内の炭酸ガス濃度は影響の非常に低い要因であることが明らかになった。さらに湿度および風速の光合成への影響の大部分は葉温の変化を介して現われることも明らかにされた。このため日射と葉温条件のみを考慮したより単純なモデルでも，群落光合成と気象条件との関係はかなりよく説明できることがわかった。

## V 水稻とヒマワリの生長呼吸と維持呼吸

### 1. はじめに

植物の呼吸は光合成によって体内にとりこまれた光合成産物が植物体を構成する、より高度な物質に変換されるときエネルギー消費と密接に関係していることが実験的にも理論的にも明らかになっている<sup>23), 65), 66), 141), 143), 144), 145), 149), 153), 154), 175), 176), 227)</sup>。このため作物の昼間の光合成が高いと夜間の呼吸も高くなることが McCree ら (1966)<sup>144)</sup>, Murata ら (1968)<sup>167)</sup>, Takeda and Yajima (1971)<sup>215)</sup>, Challa (1976)<sup>23)</sup> および McCree and Silsbury (1978)<sup>145)</sup> によって実験的に確かめられている。一方作物を数日間暗黒下において光合成を完全に停止させても呼吸は弱いながらも持続し、この呼吸は現存乾物重に比例することも明らかになっている<sup>23), 141), 143), 175)</sup>。

以上のように作物の暗呼吸は、光合成産物が作物体を構成する様々な物質に変換されるときエネルギー消費に関係している構成(形成)呼吸 (constructive respiration) あるいは生長呼吸 (growth respiration) と、作物体を維持するための維持呼吸 (maintenance respiration) とから成立っていると考えられている (Monsi<sup>153)</sup>, Thornley<sup>227)</sup>, Penning de Vries<sup>175)</sup>)。

この生長呼吸と維持呼吸の比率は作物の長期間の生長に対しては大きな影響を及ぼすものである。気象データからの水稻、ヒマワリの生長動態の予測モデルを開発するための基礎データを得る目的で、これら両作物の生長呼吸と維持呼吸を実験によって推定した。

### 2. 生長呼吸と維持呼吸の推定の基本式

作物の生長呼吸と維持呼吸を推定する方法には、McCree (1970)<sup>141)</sup> および McCree and Silsbury (1978)<sup>145)</sup> の CO<sub>2</sub> 収支による方法と、Hesketh ら (1971)<sup>65)</sup> の呼吸と乾物重の相対生長率 (RGR) から求める方法がある。このどちらの方法もその推定の基本式は Monsi (1960, 1968)<sup>153), 154)</sup> および Thornley (1970)<sup>227)</sup> の理論的な解析結果からつぎのようにして導くことができる。

いまある時間間隔  $\Delta t$  における作物の全呼吸量  $\Delta R$  が生長呼吸  $\Delta R_g$  と維持呼吸  $\Delta R_m$  とから、つぎのように成立っているものとする。

$$\Delta R = \Delta R_g + \Delta R_m \quad (5.1)$$

ただし呼吸はすべて CH<sub>2</sub>O の消費量で表わすものとする。また  $\Delta t$  期間中の乾物増加量を  $\Delta W$  とすると、その期間に生産された光合成産物の総量  $\Delta C$  は、

$$\Delta C = \Delta W + \Delta R_g + \Delta R_m \quad (5.2)$$

で表わせる。一方、光合成産物から作物体の組織を形成する物質への転換効率を  $K$  とすると、 $K$  はつぎの式で表わすことができる。

$$K = \frac{\Delta W}{\Delta W + \Delta R_g} \quad (5.3)$$

この  $K$  は transformation factor (Monsi<sup>154)</sup>) とか economic ratio (Midorikawa<sup>149)</sup>) あるいは production value (Penning de Vries<sup>175)</sup>) と呼ばれているものである。さらに、単位時間、単位現存乾物重あたりの維持呼吸をもって維持呼吸率  $M$  とし、現存乾物重を  $W$  と

すると維持呼吸量  $\Delta R_m$  はつぎの式によって表わせる。

$$\Delta R_m = MW \Delta t \quad (5.4)$$

(5.1)～(5.4) より  $\Delta W$  と  $\Delta R_g$  を消去すると，

$$\Delta R = \Delta R_g + \Delta R_m = (1-K) \Delta C + KMW \Delta t \quad (5.5)$$

が導かれる。 $\Delta t$  期間中の総光合成生産量  $\Delta C$  は，同期間中の真 (gross) の光合成速度の平均値を  $P_g$  とすれば， $\Delta C = P_g \Delta t$  となる。この関係を用いて (5.5) 式を  $\Delta t$  で割って速度で表わすと，つぎの関係が得られる。

$$R = R_g + R_m = (1-K) P_g + KMW \quad (5.5a)$$

(5.5) あるいは (5.5a) 式によって，光合成と呼吸の測定データから  $K$  と  $M$  をもとめる方法が McCree (1970)<sup>141)</sup> および McCree and Silsby (1978)<sup>145)</sup> の方法である。

一方，(5.1)～(5.4) 式より  $\Delta C$  と  $\Delta R_g$  を消去するとつぎの関係が得られる。

$$\Delta R = \Delta R_g + \Delta R_m = \frac{1-K}{K} \Delta W + MW \Delta t \quad (5.6)$$

ここで，

$$\frac{1-K}{K} = G_r \quad (5.7)$$

とおき，さらに (5.6) 式を  $\Delta t$  で割って速度で表わすと，

$$R = G_r \frac{\Delta W}{\Delta t} + MW \quad (5.6a)$$

となる。ここで  $G_r$  は生長呼吸率 (無次元) である。(5.6a) 式をさらに現存乾物重  $W$  で割ると，つぎの関係が得られる。

$$\frac{R}{W} = R' = G_r \frac{1}{W} \frac{\Delta W}{\Delta t} + M \quad (5.8)$$

ここで  $R'$  は単位時間，単位乾物重あたりの呼吸速度そして  $\Delta W/(W \Delta t)$  は作物の相対生長率 (RGR) に他ならない。(5.8) 式を用いて，作物の呼吸と相対生長率の測定データから  $M$  と  $G_r$  を求めるのが Hesketh ら (1971)<sup>65)</sup> の方法である。

McCree の方法は作物体全体についての平均的な生長呼吸と維持呼吸をもとめるのに適した方法である。一方 Hesketh らの方法は作物の器官別の生長呼吸と維持呼吸を推定するのに適しているが，RGR の正確な測定が困難なため精度は McCree の方法より劣ると考えられる。本実験では，作物体の小さい水稻については McCree の方法で，そして作物体が大きくて全作物体の呼吸測定が困難なヒマワリについては Hesketh らの方法によって，それぞれ  $M$  と  $K$  もしくは  $G_r$  を推定した。

### 3. 材料および方法

#### 3.1 実験材料

a. 水稻：1978年12月から翌年の4月にかけて人工気象室内でポット栽培したものと，1979年の5月から7月にかけて屋外にポット栽培したものを測定に用いた。いずれの水稻も使用品種は「日本晴」で，施肥量および人工気象室内の温・湿度そして日長条件は第I章で説明されたと同様であった。人工気象室で栽培した水稻は穂ばらみ期に，屋外で栽培した水稻は最高分げつ期に，それぞれ測定に供した。

b. ヒマワリ：1972年に西ヶ原の圃場で栽培したロシア種のヒマワリを測定に用いた。6月24日に正形状に播種し発芽後に間引いて1本立とした。間引き後の栽植密度は $1\text{ m}^2$ あたり7.72個体であった。施肥は約 $500\text{ kg}/10\text{ a}$ の堆肥と $\text{N}$ ,  $\text{P}_2\text{O}_5$  および $\text{K}_2\text{O}$  各 $7\text{ kg}/10\text{ a}$ であった。

### 3.2 測定方法

#### a. 水稻

水稻個体の光合成と呼吸の測定は人工光型の小型グロースキャビネット（床面積 $0.6\times 0.6\text{ m}^2$ ）内で行なった。このグロースキャビネットは光強度および温・湿度を制御すると同時に全体が通気式の同化箱となるように作られている。すなわち水稻個体をポットごとキャビネット内に封入し、通気量と通気入口、出口の $\text{CO}_2$ 濃度差から、水稻個体の $\text{CO}_2$ 吸収、放出量が測定できるようになっている。通気流量はロータメータ型流量計で測定し、 $\text{CO}_2$ 濃度差は差分型の $\text{CO}_2$ 分析計（Beckman, 315型）によって測定した。

光合成、呼吸速度の測定は水稻4ポットをキャビネットに封入し、1～2日間人工気象室の環境になじませてから、本測定に入るようにした。昼夜温とも $25^\circ\text{C}$ 、相対湿度70%そして日長12時間の条件下で、昼間の光強度を変えたときの、昼間の光合成と夜間の呼吸速度が連続測定された。すなわち日を追って光合成有効放射（PAR）強度を段階的に落して行き、最後に光合成の光補償点付近まで低下させた後に再びPAR強度を最高値にもどして、昼間の光合成量と夜間の呼吸量との関係をもとめた。光合成と呼吸の測定終了後、試験個体の葉面積と乾物重を測定した。

以上のような光合成と呼吸の測定は、最高分げつ期と穂ばらみ期の水稻について各2回ずつ行なった。穂ばらみ期の水稻についての測定のうちの1回は、昼夜温 $15^\circ\text{C}$ の条件下で行なった。

#### b. ヒマワリ

約1週間間隔で、第三章の3.1節に説明した方法によって、ヒマワリ圃場から10個体の標本を抽出して乾物重の抜きとり調査が行なわれた。抜取った調査個体は根、茎および葉柄、葉そして生殖器官に別け、葉面積の測定後に乾燥して器官別の乾物重を測定した。このようにして得られる測定データに生長解析法を適用して、各器官の相対生長率（RGR）が経時的に求められた。

乾物重の測定時に、各器官の一部は1.1図に示す同化箱に封入して、その呼吸速度を種々に異なる温度条件下で測定した。この場合呼吸は同一器官について3反復して測定し、この平均値をもって各時期の各器官の呼吸速度とした。以上に示した測定はヒマワリの結実期に相当する9月21日まで続けられた。

## 4. 生長呼吸と維持呼吸の推定結果

### 4.1 水稻

光合成有効放射（PAR）強度を日を追って段階的に変化させたときの、最高分げつ期の水稻の日中の光合成と夜間の呼吸速度の経時変化の測定結果の一例は5.1図に示すようであった。屋外の強光条件下で育った水稻を夕方人工光型のグロースキャビネットに封入した直後にみられる呼吸は非常に高かった。この水稻を人工気象室内の弱いPAR強度（最高で $0.23\text{ cal cm}^{-2}\text{ min}^{-1}$ ）下に一日置くと夜間の呼吸は著るしく減少した。日中の

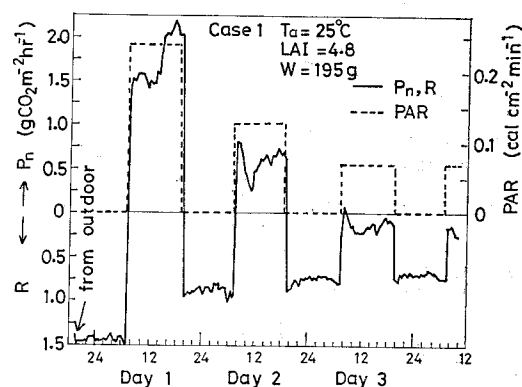


Fig. 5.1. Rates of day-time net photosynthesis and night-time respiration of rice plants at maximum tiller number stage, exposed to a cycle of decreasing levels of PAR on 3 consecutive days, at a constant air temperature of 25 °C.

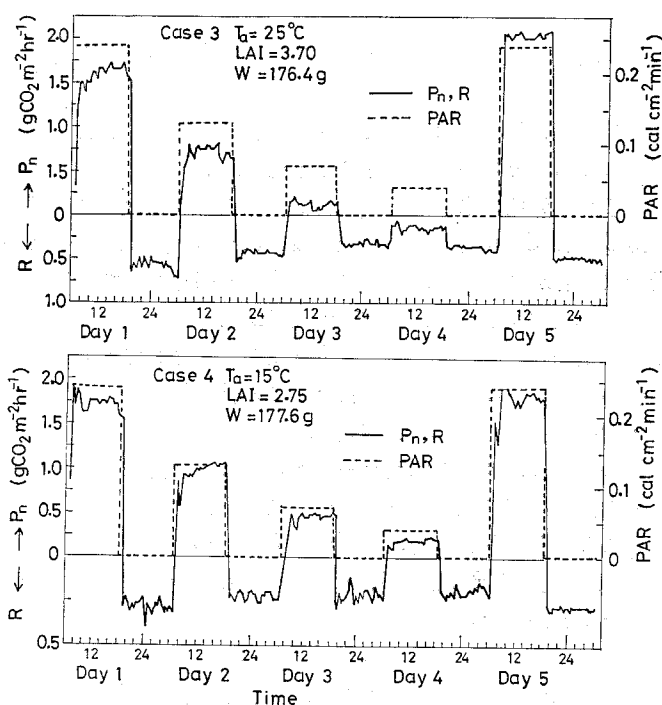


Fig. 5.2. Rates of day-time net photosynthesis and night-time respiration of rice plants at boot stage, exposed to a cycle of decreasing and increasing levels of PAR on 5 consecutive days, at different constant air temperatures of 25 °C (upper) and 15 °C (bottom).

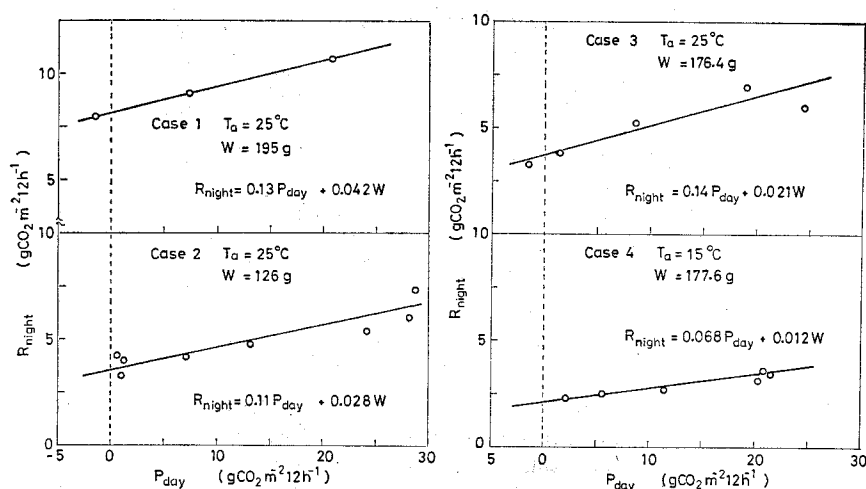


Fig. 5.3. Relation between integrated day-time net photosynthesis ( $P_{day}$ ) and night-time respiration  $R_{night}$  for rice plants of Figs. 5.1 and 5.2.

PAR 強度をさらに落して光合成を低下させると、夜間の呼吸も次第に減少することがみられた。

5.1 図において第 1 日目の午前中まで光合成速度は低い、これは前夜にみられた高い暗呼吸速度がここらまで続いていたものと考えられる。

5.2 図には、穂ばらみ期の水稻についての日中の光合成と夜間の呼吸の経時変化の測定結果が、気温 25°C と 15°C の場合について示されている。同図においても日中の PAR 強度が高くかつ光合成速度が高いほど、夜間の呼吸速度も高くなっているが、気温 15°C の場合には 25°C の場合ほどこの関係は顕著でなかった。

以上のように 夜間の呼吸は昼間の光合成と密接に関係しており、日中の光合成が高いほど夜間の呼吸が高くなることが確められた。この結果は多くの作物について得られている測定結果<sup>145), 146), 167), 215)</sup>と一致している。

5.1 図と 5.2 図の光合成、呼吸の測定データから、日中の光合成の積算値と夜間の呼吸の積算値との関係を、すべての測定ケースについても求めたところ、5.3 図に示すような結果が得られた。図より明らかなように、水稻個体の日中のみかけの光合成速度の積算値  $P_{day}$  と夜間の呼吸の積算値  $R_{night}$  の間には、すべての測定結果とも、つぎのような直線関係が存在することがわかった。

$$R_{night} = aP_{day} + bW \quad (5.9)$$

ただし、 $a$  は  $R_{night}-P_{day}$  関係直線のこう配、そして  $b$  は  $P_{day}$  がゼロのときの  $R_{night}$  を稲の現存乾物重  $W$  で割った値である。光合成と呼吸量を  $\text{CH}_2\text{O}$  単位で表わしたとき水稻の (5.9) 式の  $a, b$  の値が、すべての測定ケースについて、5.1 表に示されている。

定数  $a, b$  の値とも、気温 15°C のときの方が 25°C の場合より明らかに小さくなることがみられた。一方、気温 25°C のときの  $a$  の値は、最高分げつ期 (Case 1, 2) と穂ばらみ期 (Case 3) とで大きな差異はみられないが、 $b$  の値は穂ばらみ期の方が幾分小さくなること

Table 5.1. Values of parameters  $a$  and  $b$  of Eq. (5.9), and estimated transformation factor ( $K$ ), growth respiration factor ( $G_r$ ) and maintenance respiration rate ( $M$ ) of rice plants, at different growth stages and at 25 °C and 15 °C in air temperature.

	$a$	$b$ gCH <sub>2</sub> O/g d.w./day	$K$ gd.w./g CH <sub>2</sub> O	$G_r$ gCH <sub>2</sub> O/g d.w.	$M$ gCH <sub>2</sub> O/g d.w./day
case 1 (25 °C)	0.13	0.029	0.77	0.30	0.016
case 2 (25 °C)	0.11	0.019	0.80	0.25	0.011
case 3 (25 °C)	0.14	0.014	0.75	0.33	0.0082
case 4 (15 °C)	0.068	0.082	0.87	0.15	0.0042

Case 1 and 2 correspond to maximum tiller number stage, and case 3 and 4 to boot stage, respectively.

がみられた。

5.1表に示されている  $a$ ,  $b$  の値と (5.5) および (5.9) 式によって，同化産物から作物体組織を構成する物質への転換効率  $K$  と維持呼吸率  $M$  がつぎのようにしても求められた。すなわち，(5.5) 式の  $\Delta t$  に明暗1サイクルの長さ1日を取り，夜間の暗呼吸は日中でも同様に行なわれているものとする，日長は12時間であることから，(5.5) 式の  $\Delta R$  と  $\Delta C$  は，

$$\Delta R = 2R_{\text{night}}, \quad \Delta C = P_{\text{day}} + R_{\text{night}}$$

と表わすことができる。上に示した関係を (5.9) 式とともに (5.5) 式に代入すると，つぎの関係が得られる。

$$K = (1-a)/(1+a) \quad (5.10)$$

$$M = 2b/(1-a) \quad (5.11)$$

5.1表に示されている  $a$ ,  $b$  の値と，(5.10) および (5.11) を用いて推定した水稻の光合成産物から作物体組織を構成する物質への変換効率  $K$  と維持呼吸  $M$  の値は5.1表に示すようであった。また同表には (5.7) 式の  $K$  と  $G_r$  の関係を用いて求められた生長呼吸率  $G_r$  の値も示されている。

光合成産物の転換効率  $K$  は気温25°C の場合0.75から0.80の範囲に分布し，その平均値から0.77と推定された。このことは1gのCH<sub>2</sub>Oから0.77gの水稻組織が形成され，そのとき0.23gのCH<sub>2</sub>Oが組織合成のエネルギーとして消費されることを意味している。この  $K=0.77$  は生長呼吸率  $G_r$  に換算して0.30に相当する。一方，維持呼吸率  $M$  の値は気温25°C の条件下で0.0082から0.016 (g CH<sub>2</sub>O/g dry weight/day) と，測定ケースによってかなり大きな変動がみられたが，それらを平均して，最高分げつ期から穂ばらみ期にかけての  $M$  の値は0.012 (g g<sup>-1</sup> day<sup>-1</sup>) と推定された。気温25°C のときに較べて，15°C の場合には  $K$  の値が大きくなりそして  $M$  は小さくなることがみられたが，これについては後で考察する。

以上に示された  $K$  あるいは  $G_r$  そして  $M$  の値は，地下部も含むポット植の水稻個体についての光合成と呼吸の測定データより推定されたものである。そのために，光合成，呼吸の測定データには，作物体のみならず土壌微生物の呼吸の影響も含まれていることが考えられる。そこで種々の温度条件下で水稻の個体全体の呼吸を測定した後，地上部を刈取って地下部のみについて同様な呼吸の測定を行なって，地下部のみの呼吸の大きさを測

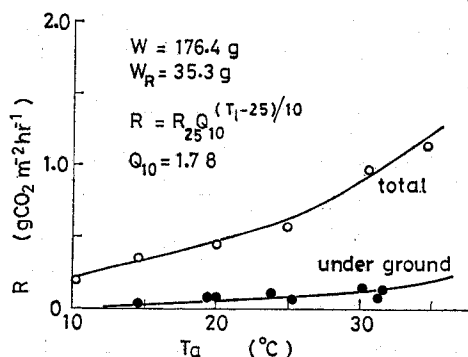


Fig. 5.4. Respiration rate of whole rice plants and that of under ground part as affected by air temperature.  $W$  is total dry weight of rice plants and  $W_R$  the roots dry weight.

定した。その結果が5.4図に示されている。

作物体全体の呼吸量に占める地下部の呼吸量の割合は、すべての温度条件下とも11~14%程度であって、これは水稻の全乾物重に占める地下部の乾物重の比率の約20%より小さかった。このことから地下部の呼吸はすべて根によるものと考えても、そのことによって  $K$  や  $M$  の推定値にもたらされる誤差は無視できる程度に小さいと考えられる。

また、5.4図に示されている結果から、水稻個体の呼吸速度と気温の関係は、

$$R = R_{25} Q_{10}^{(T_a - 25)/10} \quad (5.12)$$

で表わせることがわかった。このときの温度係数  $Q_{10}$  は気温 ( $T_a$ ) が10~35°Cの範囲において1.78であった。

#### 4.2 ヒマワリ

ヒマワリ個体群の単位土地面積あたりの全乾物重と各器官の乾物重の生長の測定結果が5.5図に示されている。この生長の測定データについて生長解析を行なって求めた各器官の相対生長率 (RGR) の播種後日数にともなう変化は5.6図に示すようであった。

生育初期の RGR は各器官とも  $0.2 \text{ g g}^{-1} \text{ day}^{-1}$  前後の高い値を示すが、それは生育とともに急激に低下した (5.6図)。

ヒマワリ個体群の生育初期 (播種後36日目) 開花始期 (同60日目) および結実中期 (同82日目) に測定された各器官の単位乾物重あたりの呼吸速度  $R'$  と播種後日数との関係は5.7図に示すようであった。

5.7図の結果からいずれの器官とも  $R'$  は生育とともに低下するが、これは5.6図に示された各器官の RGR の減少傾向とよく対応していることがわかった。また呼吸速度を器官別に比較した場合、生育初期の葉が最も高く、生殖器官 (花器や種子) がこれにつぎ、根あるいは茎および葉柄の呼吸は非常に低いことがわかった。

ヒマワリの各器官の単位乾物重あたりの呼吸速度  $R'$  の気温による変化を、気温25°Cのときにおける各器官の  $R'$  を1.0にとって無次元化すると、5.8図に示すようになる。図より明らかなように、呼吸速度の温度依存性には器官間で明瞭な差異は認められず、各器官と



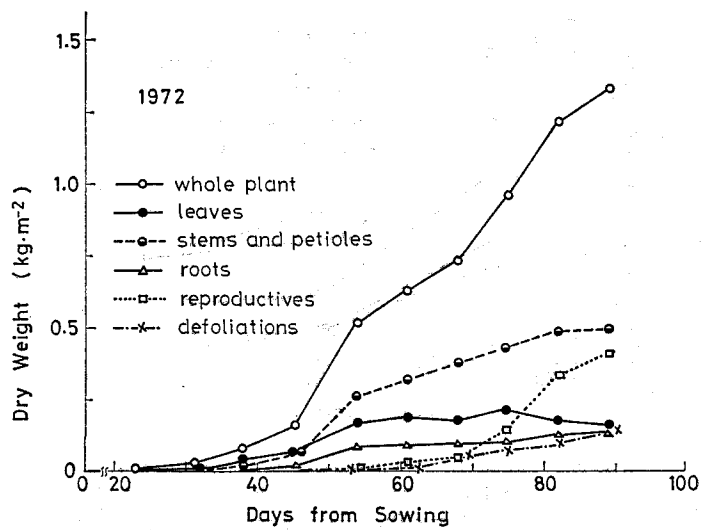


Fig. 5.5. Growth curves in the dry weight of each organ and whole crop of a sunflower stand grown in 1972 (Horie<sup>77</sup>).

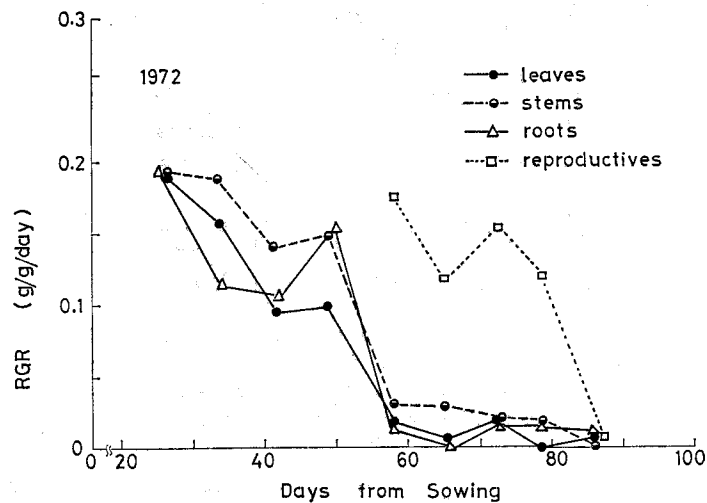


Fig. 5.6. Changes with time in RGR of leaves, stems and petioles, roots, and reproductive organs of sunflower stand of Fig. 5.5 (Horie<sup>77</sup>).

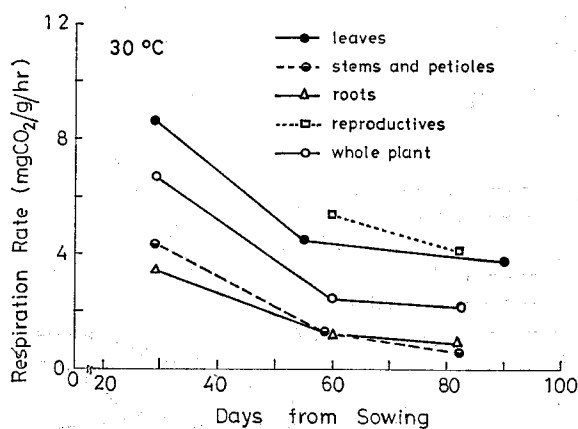


Fig. 5.7. Time changes in dark respiration rate of each sunflower organ during the growth of the crop (Horie<sup>77</sup>). The respiration rates were measured at 30 °C in air temperature.

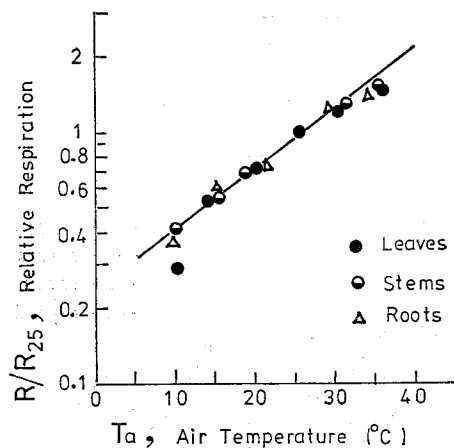


Fig. 5.8. Relation between the respiration rate and air temperature for each sunflower organ (Horie<sup>77</sup>). The respiration rates are given as relative values to those at 30 °C.

も温度に対して同様な呼吸反応を示すことがわかった。また気温と呼吸速度の対数値との関係は、10°C 前後の極端な低温域あるいは35°C 以上の高温域で直線関係から外れる傾向がみられるが、これら両極の温度域を除く広い温度範囲において、(5.12) 式が成立ことがわかった。5.8図の関係から、ヒマワリの各器官の呼吸速度の温度係数は15~30°C の範囲において1.82と推定された。

上に示したヒマワリの器官別の RGR と呼吸速度  $R'$  の測定値を用いて、生長呼吸率  $G_r$

と維持呼吸率  $M$  が (5.8) 式によってつぎのようにして推定された。すなわち、(5.8) 式に  $R'$  と RGR の測定値を代入すると、未知数として  $G_r$  と  $M$  が残る。したがって二つの異なる生育時期における  $R'$  と RGR の測定値を対にして (5.8) 式に代入して得られる二つの式を連立させて解けば  $G_r$  と  $M$  が求められる。5.8 図に示された呼吸速度はヒマワリの生育期間中の、栄養生長初期、開花始期および結実中期に 3 回測定されている。このうちの栄養生長初期と開花始期の各器官の  $R'$  を対にした連立方程式を解いて、栄養生長期の平均的な  $G_r$  と  $M$  を器官別に求め、また開花始期と結実中期の  $R'$  を対にして生殖生長期の  $G_r$  と  $M$  を求めた。この場合、呼吸速度の測定が行なわれた日を含む週について測定された RGR の値が  $R'$  とともに、 $G_r$  と  $M$  の推定に使用された。また  $R'$  はすべて  $\text{CH}_2\text{O}$  に換算して計算に使用した。さらに (5.8) 式に代入される  $R'$  は圃場における RGR 測定期間中の平均気温に対応するものである必要がある。このため 5.7 図に示された、基準温度における各器官の  $R'$  の測定データと RGR 測定期間中の圃場の平均気温を用いて、(5.12) 式によって圃場条件下での  $R'$  の値を推定して、計算に使用した。

以上のことから明らかなように、RGR と呼吸の測定値から  $G_r$  と  $M$  を推定する Hesketh ら (1971)<sup>65)</sup> の方法は、水稻に用いられた  $\text{CO}_2$  収支から推定する方法よりもかなり粗い方法であることは否定できない。

5.2 表に、以上の方法によって推定したヒマワリの各器官および個体全体についての生長呼吸率  $G_r$  と維持呼吸率  $M$  の値が、栄養生長期と生殖生長期について示されている。また同表には (5.7) 式によって  $G_r$  から換算した、光合成産物の転換効率  $K$  の値も各器官別に示されている。

5.2 表の結果より、各器官とも  $M$  と  $G_r$  あるいは  $K$  の値は生育時期によって大きく異なることがわかる。葉についての  $K$  は 0.6 前後の値であって、これは葉を除く他の器官が 0.72 前後の値であることと比較すると、明らかにそれより小さいことがわかった。葉の  $M$  は他の器官より数倍大きく、一方茎および葉柄の  $M$  は非常に小さいことが認められた。以上のように葉は、それが作られるのに最も多くのエネルギー ( $\text{CH}_2\text{O}$ ) を必要とするのみならず、形成された葉を維持するためにも最も多量のエネルギーを必要とする器官であることがわかった。

Table 5.2. Estimated values of maintenance respiration rate ( $M$ ), growth respiration factor ( $G_r$ ) and transformation factor ( $K$ ) of each sunflower organ (Horie<sup>77)</sup>).

time (days from sowing)	organ	$M$ ( $\text{gCH}_2\text{O/gd.w./day}$ )	$G_r$ ( $\text{gCH}_2\text{O/gd.w.}$ )	$K$ ( $\text{gd.w./gCH}_2\text{O}$ )
36-66 (vegetative stage)	leaves	0.048	0.67	0.60
	stems	0.0077	0.36	0.74
	roots	0.010	0.39	0.72
	whole plant	0.014	0.60	0.63
66-90 (reproductive stage)	leaves	0.051	0.75	0.57
	stems	0.0074	0.39	0.72
	roots	0.011	0.44	0.69
	reproductives	0.023	0.41	0.71
	whole plant	0.017	0.53	0.65

つぎにヒマワリの個体全体について5.2表の結果をみると、 $K$  は0.62そして  $M$  は0.015 ( $\text{g CH}_2\text{O/g dry weight/day}$ ) 程度の値となることがわかった。生殖生長期の  $K$  の値は栄養生長期のそれより若干大きい、これは前者の方が後者よりも全個体重に占める葉の割合が高いことを反映しているものである。

5.1表と5.2表の比較から、ヒマワリの  $K$  の値は水稻より約20%小さく、一方  $M$  は約20%大きいことがわかった。

## 5. 考察

本実験で得られた水稻とヒマワリの生長呼吸と維持呼吸の推定値を、これまでに他の作物について実験的あるいは理論的にもとめられているそれらの値との比較検討を以下に行なうことにする。生長に関係した呼吸は (5.9) 式の比例係数  $a$  でとらえられたり (McCree<sup>141), 143</sup>), 光合成産物から作物体を構成する物質への転換効率  $K$  で表わされたり (Monsi<sup>153</sup>, Midorikawa<sup>149</sup>, Penning de Vries<sup>175</sup>) あるいは生長呼吸率  $G_r$  でとらえられたり (Thornley<sup>227</sup>, Hesketh ら<sup>65</sup>) していた。このうちの  $K$  と  $G_r$  は (5.7) 式によって相互に変換することが可能であるが、 $a$  と  $G_r$  あるいは  $K$  とは測定時の条件が与えられないと相互変換はできない。ここでは生長呼吸に密接に関係している  $K$  に統一して以下の論議を進めることにする。

転換効率  $K$  は光合成産物であるグルコースから作物体を構成する炭水化物 (デンプンやセルロース), アミノ酸やタン白質そして脂質や有機酸等の合成に必要なエネルギーに加えて、ショ糖やアミノ酸の転流, 無機塩類の吸収そして硝酸の還元等に必要なエネルギーの量によって決まるものである (Penning de Vries<sup>176</sup>)。したがって作物の組織や器官を構成する物質の構成比が与えられると、 $K$  は生化学的知見に基づいて理論的に見積ることが可能である。Penning de Vries (1972)<sup>175</sup> はトウモロコシとヒマワリについて以上のような  $K$  の理論的な見積りを行なって、トウモロコシの  $K$  は約0.75になり、ヒマワリはこれより若干高いことを示した。

Hesketh ら (1971)<sup>65</sup> は本実験のヒマワリと同様な方法によって、ワタの生殖器官と葉の  $K$  はそれぞれ0.73と0.65であることを示した。また、McCree and Silsbury (1978)<sup>145</sup> は本実験の水稻と同様な方法によって、サバトラニアシクロパーの  $K$  の値は10~35°C の温度範囲において、温度にかかわらず0.72~0.78になることを示した。さらに McCree and Kresovich (1978)<sup>146</sup> はシロツメクサの  $K$  が日長条件にかかわらず約0.75になることを示した。一方、広田・武田 (1978)<sup>67</sup> は Hesketh らの方法によって、水稻と大豆の  $K$  の値を推定し、それらは生育初期には0.8前後であるが、生育後期には0.45前後の低い値になったと報告している。

以上のようにこれまでに多くの作物について種々の方法によって求められた  $K$  の値は、広田・武田 (1978)<sup>67</sup> の水稻と大豆の生育後期の値を除いて、0.75の値を示すものが多い。本実験で得られた水稻の気温25°C の  $K$  の推定値は0.77であって、これまでの結果とほぼ一致している。一方、ヒマワリについての本実験の結果では、生殖器官の  $K$  の値が Hesketh らのワタの生殖器官のそれにきわめて近いこと、および葉の  $K$  は他の器官より著るしく大きいという点で Hesketh らの結果と一致している。しかしヒマワリの個体全体についての  $K$  の推定値は0.63~0.65であって、これまでに知られている他の作物の  $K$  よ

り15%程度小さい。これはすでに述べられたように、ヒマワリの  $K$  の推定に用いられた Hesketh ら (1971)<sup>65)</sup> の方法は、水稻に用いられた  $\text{CO}_2$  の収支による方法よりも精度的に劣っており、特に RGR の測定値に問題があったのではないかと考えられる。ここで求めたヒマワリの  $K$  の推定値がその生長に照らして妥当なものであるか否かについては第 VI 章の生長のシミュレーションで調べられる。

水稻において  $15^\circ\text{C}$  の気温条件下では  $25^\circ\text{C}$  の場合よりも  $K$  の値が著るしく大きくなることがみられた。 $K$  の値は理論的にも (Penning de Vries<sup>176)</sup>) あるいは実験的にも (McCree and Silsby<sup>145)</sup>) 温度に影響されないことが明らかにされている。水稻において低温下で  $K$  が大きくなった理由としてつぎのようなことが考えられる。すなわち水稻個体群の光合成は気温  $15^\circ\text{C}$  の方が  $25^\circ\text{C}$  よりも若干高く、一方暗呼吸は  $15^\circ\text{C}$  の方が  $25^\circ\text{C}$  よりも著るしく低い (5.2図)。このため日中に蓄積された光合成産物がその日のうちに生体を構成する物質に全部変換されずに、一部は糖ないしはデンプンとして稲体に蓄積されて翌日に持越されたために、みかけ上  $K$  が大きく出たものと推察される。

維持呼吸率  $M$  はタン白質の崩壊と再生にともなうエネルギー消費と密接に関係しており、作物組織のタン白含量に強く依存することが知られている (Penning de Vries<sup>176)</sup>)。また  $M$  は温度に大きく影響され、その温度係数 ( $Q_{10}$ ) は 1.85 になることがサブタレニアンクロープについて報告されている (McCree and Silsby<sup>145)</sup>)。本実験のヒマワリの場合でも、タン白含量が高いと考えられる葉や生殖器官の  $M$  は、茎や根のそれよりも大であった。

Penning de Vries (1973)<sup>176)</sup> はその時点までに発表された多くの植物についての  $M$  の値を整理して、数 mg から数 100 mg ( $\text{CH}_2\text{O/g dry weight/day}$ ) の範囲に含まれることを示した。その他にこれまでに発表されている多くの作物について  $25^\circ\text{C}$  前後で測定された  $M$  の値 ( $\text{mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$ ) を示すとつぎのようである。シロツメクサ, 15 (McCree<sup>141)</sup>); サブタレニアンクロープ, 35~40 (McCree and Silsby<sup>145)</sup>); ワタの生殖器官および葉, 3.2 と 26.4 (Hesketh ら<sup>65)</sup>); インゲンマメの幼植物, 20 (Moldau and Karolin<sup>152)</sup>); 大豆, 8.8—11.3 (広田・武田<sup>67)</sup>); 水稻, 7.5—13.2 (広田・武田<sup>67)</sup>)。

本実験で推定された気温  $25^\circ\text{C}$  における  $M$  の値は、水稻で約 12, ヒマワリで約  $15 \text{ mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$  であって、これらの値は上に示されたこれまでの測定データと比較してほぼ妥当なものであると考えられる。

## 6. 要約

気象と作物の生長との関係のシミュレーションモデルを開発するための基礎データを得る目的で、作物の生長と密接に関係している生長呼吸率  $G_r$  あるいは同化産物の作物体を構成する物質への転換効率  $K$  そして維持呼吸率  $M$  を水稻とヒマワリについて実験的に求めた。得られた結果はつぎのように要約される。

(1) 水稻において PAR 強度が高く日中の光合成が高いほど夜間の呼吸も高くなる。この日中の光合成量と夜間の呼吸量との関係から、McCree and Silsby<sup>145)</sup> の方法によって、最高分げつ期と穂ばらみ期の水稻個体についての  $K$  と  $M$  を推定した。 $K$  の値は気温  $25^\circ\text{C}$  で約  $0.77 (\text{g dry weight/g CH}_2\text{O})$  であり、 $M$  は約  $0.012 (\text{g CH}_2\text{O/g dry weight/day})$  であった。

(2) ヒマワリ個体群についての器官別の相対生長率と呼吸の測定値とから, Hesketh らの方法によって各器官と個体全体の  $K$  と  $M$  を推定した。ヒマワリの葉, 茎および葉柄, 根, 生殖器官そして個体全体の  $25^{\circ}\text{C}$  における  $K$  はそれぞれ約 0.6, 0.73, 0.71 および 0.64 ( $\text{g dry weight/g CH}_2\text{O}$ ) であった。一方これらの器官と個体全体についての  $M$  の値はそれぞれ約 0.05, 0.0075, 0.010, 0.023 そして 0.015 ( $\text{g CH}_2\text{O/g dry weight/day}$ ) であった。

(3) 水稻についての  $K$  と  $M$  の値はこれまでに発表されている多くの作物についてのそれらの値とよく一致した。一方ヒマワリの  $M$  の値は他の作物について得られている値とほぼ等しかったが,  $K$  の値は他の研究者によって得られている値よりも約 15% 小さかった。これはヒマワリの  $K$  の推定方法に問題があったものと考えられる。

## VI 気象とヒマワリ個体群の生長との関係のモデル化とシミュレーション

### 1. はじめに

作物生産と環境条件に関するこれまでの研究の主要な流れは, それに関与する過程について生理・生態学的, 生化学的あるいは物理学的レベルにまで還元して解析していくというものであった。このような還元的, 解析的研究の進展とともに, 作物生産にかかわる生理・生態的, 生化学的あるいは物理学的諸過程がかなり解明されてきた反面, 研究の細分化が進んで, このような個別的な研究結果と作物生産とのつながりが不鮮明になってきているように思われる。このような状況に対応して 1970 年代初頭より, 作物生産にかかわる生理・生態的, 生化学的あるいは物理学的な諸過程をモデル的に体系化・総合化して有機的に積上げて, それらと作物生産とのかかわりを明らかにすると同時に, 作物の生長や生産過程をそれらに基づいて説明, 予測するようないわゆる作物の生長のシミュレーションモデルが de Wit ら (1970)<sup>266)</sup> を始めとして盛んに研究されるようになってきた (Fick ら<sup>39)</sup>, Horie<sup>76)</sup>, Baker ら<sup>8)</sup>, Van Keulen<sup>249)</sup>, Iwaki<sup>105)</sup>, Holt ら<sup>71)</sup>, Hodges and Kanemasu<sup>68)</sup>, de Wit ら<sup>268)</sup>)。

本研究は以上のような生長のシミュレーションモデルの考え方と手法を, 作物生長と気象との関係を解明する作物気象学に導入しようとするものである。このことによって, 緒論において述べたような従来の統計的な作物気象の解析方法では取扱いが困難であった気象—作物生長関係における気象以外の要因の影響を除去して一般化すること, および気象の経過から作物の生長の動態を説明あるいは予測することが可能になってくるものと考えられる。本章ではこのような考え方の基に, 前章までにおいて明らかにされてきた, 気象要素と作物葉の光合成・蒸散との関係, 群落の微気象と物質生産および生長呼吸と維持呼吸等の物質生産に関する諸過程に加えて, さらにヒマワリの生長に関与する同化産物の分配や葉面積生長の過程などをモデル化して, 気象の経過からヒマワリ個体群の生長を説明, 予測するようなモデルが導かれる。このモデルではヒマワリが直接的な対象作物に用いられているが, 生長に関与する作物の生理・生態学的なパラメータの値を変更するだけで, ほとんどすべての作物に適用できるように一般化して作られている。

本章ではこのモデルを用いて, 気象の経過からヒマワリ個体群の生長動態のシミュレーションを行なって, つぎのような点を明確にするための論議が行なわれる。

(1) ヒマワリの物質生産と気象環境について, 前節までに実験的・理論的に明らかにさ

れてきたことをモデル化して，気象の経過からヒマワリ個体群の生長動態の予測を行なった場合，実際のヒマワリの生長がどの程度説明できるかを明らかにする。すなわち前章までに展開された気象とヒマワリを含む作物の物質生産との関係のモデルが，ヒマワリの実際の生長に照らして妥当なものであるか否かの検証を行なう。

(2) 気象と作物の生長との関係において，支配的に大きな影響を及ぼす生理・生態的あるいは物理学的な要因とそうでない要因を明らかにする。

(3) 以上に基づいて，ここに提出されたモデルをさらに改善して，実用上満足できる精度で気象から作物の生長や収量の予測ができるようにするために，今後なされなければならない研究上の問題点を明確にする。

## 2. 生長に関与するパラメータの実験による推定

気象の経過から作物の生長動態のシミュレーションを行なうには，前章までにおいて調べられた物質生産の他に，同化産物の各器官への分配や葉面積の生長過程をモデル化しなければならない。しかし本シミュレーションの主たる目的は前章までに示された気象と作物の物質生産に関するモデルが実際の作物の生長に照らして妥当なものであるか否かの検証にある。このため本シミュレーションでは物質生産以外の生長に関与する諸過程については，ヒマワリについての実測データをパラメータ化してモデルに組み込むことにした。

ヒマワリの生長に関与する同化産物の分配と葉面積の生長のパターンのパラメータ化を行なう目的と，シミュレーション結果の比較に必要な生長のデータをを得る目的で，種々に異なる条件下で栽培したヒマワリ個体群について，乾物重の生長の測定と生長解析を行なった。

### 2.1 材料と方法

ヒマワリ個体群の生長の測定は1971年と'72年の両年に西ヶ原圃場に栽培したロシア種のヒマワリについて行なった。1971年のヒマワリは6月5日に1m<sup>2</sup>あたり6.25本(粗植区—S区)とその2倍の12.57本(密植区—D区)の密度で正方形に播種した。施肥量は両試験区とも同一で，元肥としてN, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> および K<sub>2</sub>O が各 9.35 kg/10a と堆肥約500 kg/10a を施した。1972年のヒマワリは第V章において説明されたものと同一であるが，1971年のヒマワリの75%に施肥量が抑えられている。

1971年の粗植区(S区)の一部では，光透過率29.6%のカンレィシャで一週間間隔の間断遮光が3回繰り返された。この試験区は遮光粗植区と呼ぶことにする。以上のように栽培年度，栽植密度，日射条件そして施肥量を異にする4つの試験区が設定された。各試験区とも灌水は適宜行なって，土壤水分を好適に維持した。ヒマワリ圃場の温・湿度および全短波放射強度が，ヒマワリの全生育期間に渡って連続測定，記録された。

ヒマワリの生長の測定は発芽後約2週間目から1週間間隔で結実中期まで行なった。各試験区とも1回の抜き取り調査個体数は10個体であったが，その抽出方法は第III章で説明した層化抽出法によった。抜きとったヒマワリの調査個体は葉，茎および葉柄，根そして生殖器官(花器や種子)に分解され，葉面積の測定後乾燥してそれらの重量が測定された。枯死した葉や葉柄についても，注意深く回収し，それらの重量を同様に測定した。

### 2.2 測定結果および考察

#### a. 同化産物の分配パターン

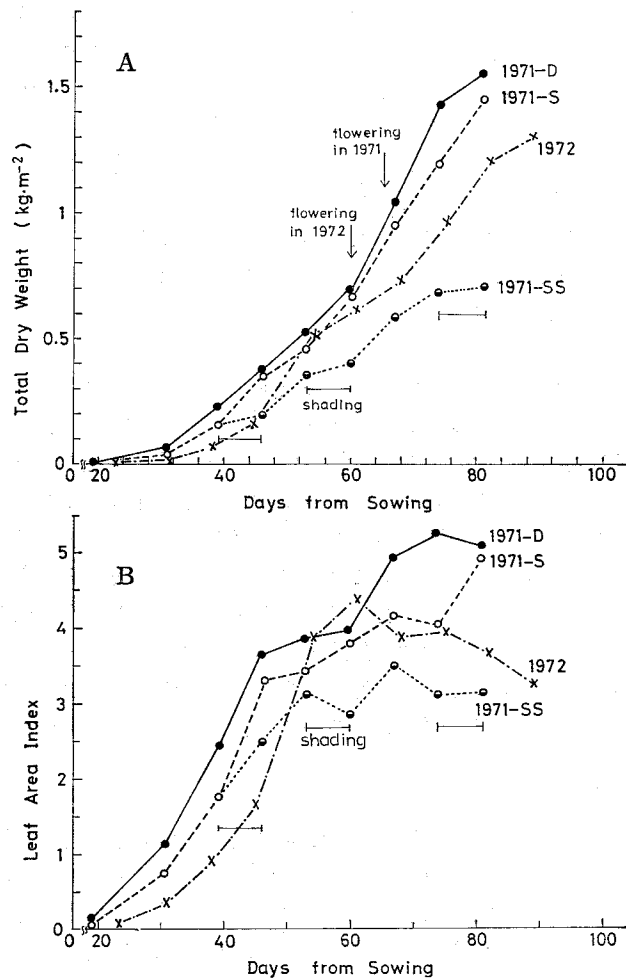


Fig. 6.1. Growth curves in total crop dry weight (A) and leaf area index (B) of respective sunflower stands (Horie<sup>79</sup>). 1971-D is the dense stand in 1971; 1971-S, the sparse stand; 1971-SS, the shaded sparse in 1971; 1972, the stand in 1972.

1971年と'72年のすべての試験区についてのヒマワリ個体群の乾物重と葉面積指数の生長の測定結果は6.1図に示すようであった。1971年の粗植区(S区)と密植区(D区)のヒマワリは播種後80日目に全乾物重で $1.5 \text{ kg m}^{-2}$ のレベル近くまで達したが、1972年のヒマワリの生長はこれよりも明らかに劣った。両年のヒマワリに見られたこの生長量の差異が施肥量の違いによるものか、それとも気象条件の違いによるものかについては後でシミュレーションによって検討される。一方、一週間間隔で間断遮光された遮光粗植区(SS区)のヒマワリの生長曲線は、遮光時に生長が抑制され無遮光時にそれが回復して、全体として階段状になった。またSS区最終乾物重は無遮光区のその約半分であった。



6.1 図に示されている各ヒマワリ個体群について，5.5 図に示されたような器官別の生長曲線から，個体群の粗 (gross) 同化産物の各器官への分配率  $\Omega$  がつぎの式によってもとめられた。

$$\Omega_i = \frac{\Delta W_i + \Delta D_i + \Delta R_{gi} + \Delta R_{mi}}{\sum_{i=1}^n (\Delta W_i + \Delta D_i + \Delta R_{gi} + R_{mi})} \quad (6.1)$$

ここで， $\Omega_i$  は期間  $\Delta t$  (約 1 週間) の間の粗光合成産物の器官  $i$  への平均的な分配率 ( $\text{g g}^{-1}$ )，そして  $\Delta W_i$ ， $\Delta D_i$ ， $\Delta R_{gi}$  および  $\Delta R_{mi}$  はそれぞれ  $\Delta t$  期間中の現存乾物増加量，枯死脱落量，生長呼吸量および維持呼吸量 ( $\text{g m}^{-2}$ ) である。また  $n$  は器官の総数である。 $\Delta W_i$  と  $\Delta D_i$  は乾物重の定期的な抜取り調査から直接得られるが， $\Delta R_{gi}$  と  $\Delta R_{mi}$  は 5.2 表に示されているヒマワリの各器官の生長呼吸率と維持呼吸率の値を用いて，(5.6) 式によって計算により求めた。なお  $\Delta R_{mi}$  は温度の関数であるので， $\Delta t$  期間中の平均気温を用いて (5.12) 式から  $\Delta W$  の測定時の気温に対応した  $\Delta R_{mi}$  を推定した。

さらにヒマワリの发育ステージを表わす指標について，すでに示された 1967, '68, '71 および '72 年に栽培されたヒマワリについて検討したところ，平均気温から  $5^\circ\text{C}$  差引いた有効積算気温が播種後約  $1300^\circ\text{C}$  日に達すると開花期に達することがわかった。このことからヒマワリの发育ステージ，developmental stage (de Wit ら<sup>266</sup>) がつぎのように決められた。

$$DVS(t) = \sum_{j=0}^t (T_{aj} - 5) / 1300 \quad (6.2)$$

ここで  $DVS(t)$  は播種後  $t$  日目のヒマワリの发育ステージ， $T_{aj}$  は播種後  $j$  日目の平均気温である。(6.2) 式から明らかなように， $DVS$  は播種時にゼロであり，開花期に 1.0 となる。

生育時の環境条件の異なるヒマワリ個体群について，以上のようにして推定された粗光合成産物の各器官への分配率の経時変化を发育ステージを横軸にとって示すと 6.2 図のようであった。粗光合成産物の分配率にはかなり大きなばらつきが見られるが，これは分配率の推定が乾物の抜きとり調査と呼吸の見積りという，かなり大きな誤差をとまなうデータに基づいているところからきていると考えられる。このように推定値の大きなばらつきがみられるものの，粗同化産物の各器官への分配率は，環境条件の違いにかかわらず，ヒマワリの发育ステージによって図中の実線で示すような変化パターンをしているものと判断された。

6.2 図に見られるように，生育初期には粗同化産物の約 60% が葉に分配されるが，生育とともにそれは次第に減少して，結実後期にあたる  $DVS$  が 1.4 のときには約 20% になった。生育後期においても葉への分配率が高いのは，5.2 表に示されたように，葉の維持呼吸率が高いことを反映している。茎への分配率は生育初期には約 25% であるが，それは生育とともに次第に増加して開花期直前に約 50% に達した後に急激に減少して，生育末期にはほとんどゼロに近くなる。一方根への分配率は開花期ごろまではほぼ一定の約 10% であるが，開花後は著しく減少することがわかった。一方生殖器官への同化産物の分配は  $DVS$  が 0.8 に達したころより始まり，その後ロディスティック曲線状に増加して，結実中期には約 60% に達した。

#### b. 比葉面積の変化パターン

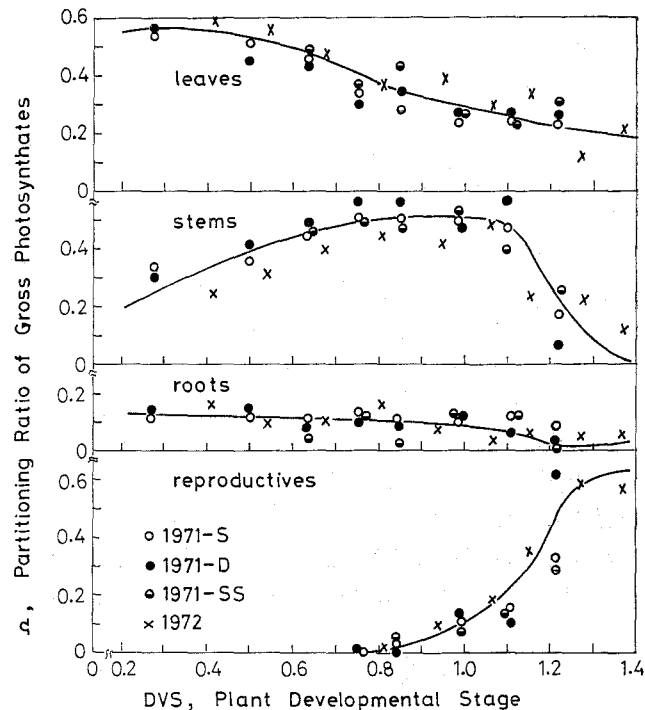


Fig. 6.2. Relation between the partitioning ratios of gross photosynthates and plant developmental stage for dense (D), sparse (S) and periodically shaded sparse (SS) sunflower stands grown in 1971 and the stand in 1972 (Horie<sup>72</sup>).

6.1図において、遮光処理を行なったヒマワリ個体群では乾物重の生長は大きく抑制されるのに対し、葉面積の生長は乾物重ほど大きくは影響されないことがみられる。すなわち日射の低下に対して葉面積は乾物重の生長に補償的に反応していることがみられた。このことを一層明確にする目的で、全乾物重に対する葉重の割合である葉重比 (LWR, leaf weight ratio) と、単位葉重あたりの葉面積として表わされる比葉面積 (SPLA, specific leaf area) を異なった環境条件下で栽培されたヒマワリ個体群について求めたところ、6.3図に示すようであった。

LWR と SPLA の両者とも生長とともに減少することがわかった。LWR は環境条件にほとんど影響されないことがみられるが、これはすでに述べられた、同化産物の分配率が環境条件にほとんど影響されないことと一致している。一方、比葉面積 (SPLA) は環境条件に大きく影響され、遮光したり密植したりして日射条件を悪くすると、それが大きくなることわかった。

これまでに発表されている作物の生長のシミュレーションモデルのほとんどすべてにおいて<sup>39), 105), 249), 266)</sup>、葉面積の生長はシミュレーションによって求められた葉重に SPLA を乗じて求められている。しかし6.3図にみられるように SPLA は生育時期や環境条件によ

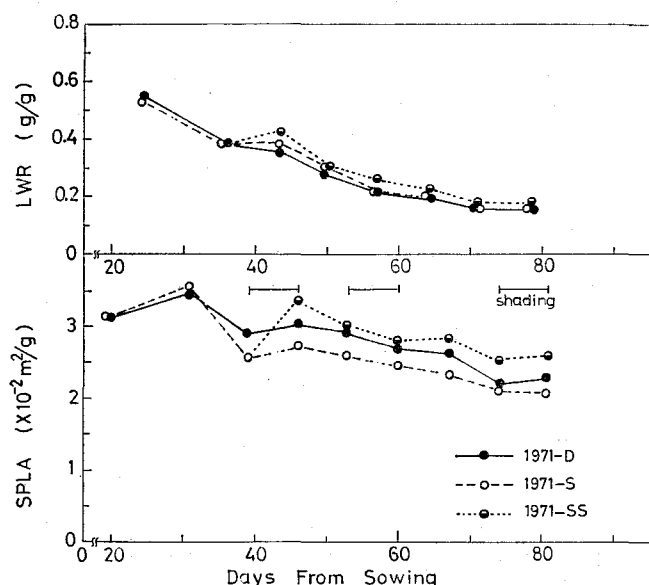


Fig. 6.3. Time changes in leaf weight ratio (LWR) and specific leaf area (SPLA) of dense (D), sparse (S) and periodically shaded sparse (SS) sunflower stands (Horie<sup>77</sup>). The shading periods at SS are denoted with horizontal lines in the figure.

って大きく異なることから，そのことを考慮しないと誤ったシミュレーション結果が導かれることになる。後で考察されるように，環境条件との関連において葉面積の生長をどのように一般化してモデル化するかということが，作物生長のシミュレーションモデルにおける最も困難な課題の一つとなっている。

すでに述べられたように本シミュレーションの主要な目的は，前章までに展開された作物個体群の物質生産のモデルによって予測される結果が，実際のヒマワリの生長に照らして妥当なものであるか否かの検証にある。このため次節に示される気象とヒマワリ個体群の生長との関係のシミュレーションモデルでは，モデル化の最も困難な葉面積生長の問題を避けて，6.3図に示された各ヒマワリ個体群の比葉面積の測定データがそのまま用いられる。

### 3. ヒマワリ個体群の生長過程のモデル化

第I章から本章の前節までにわたって示されたことがらに基づいて，気象の経過からヒマワリ個体群の乾物重の生長動態を求めるシミュレーションモデルが作成され，‘SUNGRS’ (SUN flower crop GRowth Simulator) と名づけられた。SUNGRSは，ヒマワリの比葉面積 (SPLA) のみを気象以外の外部データとして必要とし，あとは生長の初期値と気象データのみに基づいて，発芽直後から結実中期ごろまでのヒマワリ個体群の生長が予測できるように作られている。この SUNGRS は作物の生理・生態的諸特性に関するパ

ラメータの値を変更することによって、ヒマワリ以外の作物個体群にも適用できるように一般化されて作られている。SUNGRS は連続系のシミュレーション言語である Continuous Sytem Modeling Program III (CSMP III, IBM<sup>85)</sup>) によってプログラミングされている。SUNGRS のプログラム全体は、シミュレーションの実行に必要な種々のパラメータ、テーブル関数そして気象データを含む形で、本論文の末尾に付加されている。

この種のシミュレーションモデルは数式で説明するよりも、プログラム言語で直接示した方が内容が正確に表わされ、かつ CSMP III は FORTRAN 等よりも情報伝達能力が数段と優れていることから、以下のモデルの説明は Forrester (1961)<sup>40)</sup> および de Wit and Goudriaan (1974)<sup>267)</sup> にしたがって、巻末のプログラムの構成にそって、シミュレーション言語によって直接行なうことにする。

### 3.1 モデルの概要

気象の経過からヒマワリ個体群の生長動態を説明・予測するモデル SUNGRS の概要を Forrester (1961)<sup>40)</sup> に準じた連続系システムのフローダイアグラム表示法で示すと、6.4 図のようになる。図においてパルプ印は速度変数 (rate variable) を表わし、長方形は速度変数を積分して与えられる状態変数 (state variable) を意味する。また丸印は環境変数や補助変数あるいはパラメータを表わし、雲形印はシステムには影響を及ぼさない物質の供給源 (source) あるいは吸収源 (sink) を示す。さらに実線は物質やエネルギーの流れを

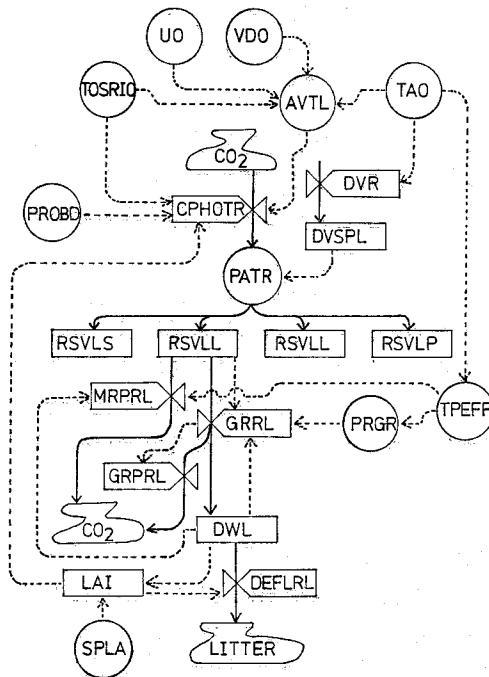


Fig. 6.4. Flow diagram of SUNGRS, a model for simulating sunflower crop growth in relation to weather conditions.

表わし，点線は情報の流れを意味する。

生長の基礎となる物質は群落光合成によって作物体にとり込まれるが，その速度  $CPHOTR$  は群落の幾何学的構造  $PROBD$ ，葉面積指数  $LAI$ ，全短波放射強度  $TOSRIO$  および群落の平均葉温  $AVTL$  の関数として与えられる。群落の平均葉温  $AVTL$  は群落上の気温  $TAO$ ，風速  $UO$ ，飽差  $VPO$  そして  $TOSRIO$  の関数となっている。

作物体内にとりこまれた光合成産物は分配率  $PATR$  にしたがって，茎および葉柄，葉，根そして生殖器官へ配分される。分配率  $PATR$  はすでに示されたように，作物の發育ステージ  $DVSPL$  の関数であるが， $DVSPL$  自体は気温によって決まる發育速度  $DVR$  を時間について積分して与えられる。

以上のようにして各器官へ配分された粗光合成産物は各器官の生長の基質として貯留される。茎，葉，根および生殖器官のこの貯留同化産物のレベルがそれぞれ  $RSVLS$ ， $RSVLL$ ， $RSVLR$  および  $RSVLP$  として表わされている。この貯留物質は各器官の生長と維持のために消費されるが，この過程は各器官とも同様である。そこでこの過程を葉について示すとつぎのようになる。

葉の貯留物質の一部は新しい葉組織の形成とそれにとまなうエネルギー，およびすでに存在している葉組織の維持に使用される。新しい葉組織の形成速度  $GRRL$  は，気温によって決まる潜在可能相対生長率  $PRGR$  と，貯留同化産物のレベル  $RSVLL$  および現存する葉組織乾物重  $DWL$  の関数として与えられる。新しい葉組織の形成に必要なエネルギーは生長呼吸によって同化産物の一部を消費して生成されるが，生長呼吸速度  $GRPRL$  それ自体は葉の生長速度に比例するようになっている。一方，葉の維持呼吸速度  $MRPRL$  は気温と葉の現存乾物重の関数として与えられている。呼吸と生長とは密接に関係していることから，組織の潜在可能な相対生長率  $PRGR$  と維持呼吸速度  $MRPRL$  とは同一の温度依存性  $TPEFF$  をもつようにモデル化された。

現存乾物重の一部は枯死によって系より脱落するが，この速度が  $DEFLRL$  であって，それは  $LAI$  の関数となっている。 $LAI$  それ自体は現存葉乾物重  $DWL$  に比葉面積  $SPLA$  を乗じて求められる。

以上のことから明らかなように，作物のある時点での現存乾物量等の状態変数は，時々刻々の速度変数をその時点まで積分した結果として与えられる。一方，速度変数それ自体はそのときの状態変数と環境条件によって決まるものである。このように作物の生長速度が時々刻々の環境条件と作物の状態に応じて自動的に決定されて，生長が進行するようにモデル化されている。

以上に概略的に説明した気象とヒマワリ個体群の生長動態との関係のシミュレーションモデル  $SUNGRS$  のプログラム全体は，本論文の巻末に付加されている。このプログラムは，個体群の乾物重の生長，呼吸および貯留炭水化物のレベルを求める chapter I，群落微気象との関連で群落光合成を求める chapter II，そしてシミュレーションに必要な気象条件や地理・天文学的な条件を与える chapter III より成立っている。 $CSMP$  III ではすべての式が同時平行的に処理されるので， $FORTRAN$  のように計算の順序にしたがって式が書かれていない。以下のモデルの説明は巻末のプログラムの構成に則って行なうことにする。

### 3.2 各器官の生長，呼吸および貯留同化産物のレベル

ヒマワリの各器官の生長，呼吸および貯留同化産物のレベルは，すべての器官とも同様な過程を経て決まるものであるので，この過程はプログラム冒頭の‘GROWTH’という名の MACRO 関数の中で計算されるようになっている。すなわちそれらの時々刻々の値は，積分の時間きざみの幅 *DELT* ごとに，主プログラムから‘GROWTH’が呼び出されて計算される。いま葉に着目して，その生長，呼吸速度や貯留同化産物のレベルがどのようにして求められるかを示すとつぎのようである。

葉の現存組織の乾物重 *DWL* は葉の生長速度 *GRRL* から葉組織の崩壊速度 *CATBRL* と枯死速度 *DEFLRL* を差引いたものを時間について積分して，つぎのように与えられる。

$$DWL = \text{INTGRL} (DWLI, GRRL - CATBRL - DEFLRL)$$

ただし *INTGRL* は積分を表わす記号であり，*DWLI* はシミュレーションのスタート時の葉重の初期値であって，

$$\text{INCON } DWLI = 2.68 \quad (\text{g m}^{-2})$$

で与えられる。葉組織の生長速度 *GRRL* は葉の相対生長率 *RGRL* にそのときの葉の現存乾物重を乗じて，つぎのように与えられる。

$$GRRL = RGRL * DWL$$

この *RGRL* は葉に貯留されている炭水化物のレベル *RSVLL* と気温 *TAO* から，つぎのように表わされた。

$$RGRL = RSFRVL * PRGRL$$

$$PRGRL = MRGR25 * TPEFF$$

$$\text{PARAM } MRGR25 = 0.3 \quad (\text{g g}^{-1} \text{ day}^{-1})$$

すなわち葉に炭水化物が十分に貯留されていて，生長基質の供給が作物組織の生長の阻害要因とならないような条件下において，気温が25°Cのときの組織の可能最大相対生長率 *MRGR25* の値として， $0.3 \text{ g g}^{-1} \text{ day}^{-1}$  がパラメータとして与えられた。実際の葉の *RGR* はこれに気温の影響を表わす *TPEFF* と葉の貯留炭水化物のレベルの影響を表わす *PSFRVL* を乗じて与えられる。

*RGR* に対する気温の影響を表わす変数 *TPEFF* は，すでに示されたように作物組織の生長と呼吸が密接に関係していることから，呼吸の温度依存性を表わす (5.12) 式を用いて，

$$TPEFF = Q_{10} R^{**} ((TAO - 25.0) / 10.0)$$

で与えられた。ただし *TAO* は気温 (°C) である。呼吸の温度係数  $Q_{10} R$  はパラメータとして，

$$\text{PARAM } Q_{10} R = 1.82$$

で与えられた。

一方，葉の *RGR* に及ぼす貯留炭水化物のレベルの影響を表わす変数 *RSFRVL* は，Moldau and Karolin (1977)<sup>152)</sup> の測定データをそのまま用いて，つぎのように表わされた。

$$RSFRVL = \text{AFGEN} (RFRVTB, RSVLL)$$

$$\text{FUNCTION } RFRVTB = (-10., 0.), (2., 0.), (10., 1.), (200., 1.)$$

すなわち *RSFRVL* と葉の貯留炭水化物のレベル *RSVLL* との関係は *RFRVTB* というテ

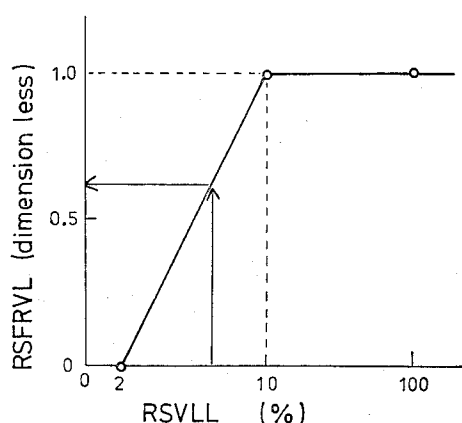


Fig. 6.5. Relation between reserve carbohydrates level of leaves ( $RSVLL$ ) and  $RSFRVL$ , a factor giving the effect of  $RSVLL$  on leaf tissue growth rate. This functional relationship was constructed from the data of Moldau and Karolin (1977).<sup>152)</sup>

ーブル関数に収められており，そのテーブル関数は *FUNCTION* 文につづく式によって数値が与えられる。*RFRVTB* のかっこで囲まれた二つの数値のうちの最初の数値は独立変数である  $RSVLL$  (%) を表わし，後の数値は従属変数である  $RSFRVL$  の値を表わす。このようにして *FUNCTION* 文では独立変数と従属変数との関係を表わす X—Y 座標上の点は何点か与えられる。*AFGEN* は時々刻々の葉の貯留炭水化物レベル  $RSVLL$  に応じた  $RSFRVL$  の値を，X—Y 座標上の各点の間を直線補間して読みとる CSMP 内蔵の関数発生器である。 $RSVLL$  と  $RSFRVL$  との関係を表わすテーブル関数 *RFRVTB* と，それを用いて  $RSFRVL$  を決定する過程を図示すれば 6.5 図のようである。

本シミュレーションに使用された，Moldau and Karolin (1977)<sup>152)</sup> の結果に基づく *RFRVTB* はつぎのようなものである。葉の貯留炭水化物のレベル  $RSVLL$  が 2% 以下のときには，生長基質の供給が制限要因となって葉組織の  $RGR$  がゼロになって生長が停止するように， $RSFRVL$  はゼロにセットされる。一方  $RSVLL$  が 10% 以上のときは，生長基質の量は制限要因とはならず，葉組織の  $RGR$  は  $RSVLL$  とは無関係に温度のみによって決定されるように， $RSFRVL$  は 1.0 にセットされる。 $RSVLL$  が 2% と 10% の間では  $RSFRVL$  の値は  $RSVLL$  に比例して 0 から 1.0 の範囲の値をとるようになっている。

つぎに各器官の貯留炭水化物のレベル  $RSVL$  が決定される過程を葉の場合を例にとつて示すとつぎのようである。葉の貯留炭水化物の量  $AMRVL$  は，同化産物の供給速度  $INFLR$  と消費速度  $OTFLR$  の差を時間について積分して，つぎのように与えられる。

$$AMRVL = \text{INTGRL} (AMRVLI, INFLR - OTFLR)$$

ただし  $AMRVLI$  はシミュレーション開始時の葉の貯留炭水化物量の初期値である。炭水化物の葉への供給速度  $INFLR$  は同化産物の供給（転流）速度  $TRLRL$  と，すでに形成された葉組織の崩壊速度  $CATBRL$  とから成立っているものとして，つぎのように表わされ

た。

$$INFLR = TRLRL + CATBRL$$

$TRLRL$  は転流による時間遅れを無視して、群落光合成速度  $CPHOTR$  に同化産物の葉への分配率  $PATRL$  を乗じて、つぎのように与えられた。

$$TRLRL = PATRL * CPHOTR$$

一方、葉組織の崩壊は葉の貯留炭水化物のレベル  $RSVLL$  がゼロになったときに、葉の維持呼吸によって起ると考えて、

$$CATBRL = INSW (RSVLL, MRPRL, 0.)$$

で与えられた。ここで  $INSW$  は CSMP 内蔵のスイッチ関数で、 $RSVLL > 0$  のときには  $CATBRL = 0$ 、 $RSVLL \leq 0$  のときには  $CATBRL = MRPRL$  となるように作用する。

時々刻々の群落光合成速度  $CPHOTR$  は、次節で説明されるように、プログラムの chapter II で求められる。一方、葉への同化産物の分配率は、6.2 図に示された関係をそのまま用いて、ヒマワリの発育ステージ  $DVSPL$  の関数としてつぎのように与えられた。

$$PATRL = AFGEN (PTRLTB, DVSPL)$$

$$FUNCTION \ PTRLTB = (0., 0.6), (0.2, 0.6) \dots$$

$$(0.3, 0.57), (0.4, 0.53), \dots (2.0, 0.2)$$

$AFGEN$  はすでに述べられたように、テーブル関数  $PTRLTB$  を直線補間して、時々刻々の  $DVSPL$  の値に対応した  $PATRL$  の値を読みとる関数発生器である。また連続した 3 点 (...) は式の次行への接続を表わす記号である。

葉の貯留炭水化物の消費速度  $OTFLR$  は葉組織の生長速度  $GRRL$ 、葉の維持呼吸速度  $MRPRL$  そして生長呼吸速度  $GRPRL$  の和より成立っており、

$$OTFLR = GRRL + MRPRL + GRPRL$$

で与えられる。 $MRPRL$  と  $GRPRL$  は、第 V 章で説明されたように、それぞれ現存乾物重  $DWL$  と生長速度  $GRRL$  に比例するとして、

$$MRPRL = SMR25L * TPEFF * DWL$$

$$GRPRL = GRPFL * GRRL$$

によって与えられた。ここで  $SMR25L$  は気温  $25^{\circ}\text{C}$  のときの、葉の単位乾物重あたりの維持呼吸速度で、5.2 表の測定データより、

$$PARAM \ SMR25L = 0.048 \quad (\text{gCH}_2\text{O}/\text{gd.w.}/\text{day})$$

としてパラメータとして与えられた。 $TPEFF$  はすでに示された呼吸の温度依存性を表わす変数である。一方葉の生長呼吸率  $GRPFL$  は、同化産物の葉組織への転換効率  $PVLF$  からつぎのようにして求められる (5.7 式)。

$$GRPFL = (1.0 - PVLF) / PVLF$$

この  $PVLF$  も 5.2 表のデータから、

$$PARAM \ PVLF = 0.60 \quad (\text{gd.w.}/\text{gCH}_2\text{O})$$

でパラメータとして与えられた。

以上のようにして葉の組織乾物重  $DWL$  と貯留炭水化物量  $AMRVL$  が決定されると、葉の全乾物重  $TDWL$  は、

$$TDWL = DWL + AMRVL \quad (\text{g m}^{-2})$$



となり，すると葉の貯留炭水化物のレベル  $RSVLL$  は，つぎのようになる。

$$RSVLL = AMRVL / TDWL * 100.0 \quad (\%)$$

葉の正味の生長速度に関係している葉の枯死速度  $DEFLRL$  は個体群の齢 (age) や日射などの環境条件の関数であると考えられる。個体群の齢は葉面積指数  $LAI$  に密接に関係しており，また葉の相互遮蔽による群落内の日射の低下も  $LAI$  に関係していると考え，葉の枯死速度  $DEFLRL$  は  $LAI$  のみの関数として，つぎのように与えられた。

$$DEFLRL = RDFRL * DWL$$

$$RDFRL = AFGEN(RDFRTB, LAI)$$

$$FUNCTION \quad RDFRTB = (0., 0.), (10., 3.6E-2)$$

すなわちヒマワリの生長の実測データを整理したところ，葉の相対枯死率  $RDFRL$  ( $g\ g^{-1}\ day^{-1}$ ) は  $LAI$  にほぼ比例することから，上のようなテーブル関数で与えられた。このように葉の枯死速度を表わすのは非常に粗い方法であることは否定できないが，環境条件と葉の枯死率との関係が生理・生態的に解明されるまでの過渡的措置として上の関係を採用した。

以上は主として葉について，その組織の生長，呼吸および貯留炭水化物のレベルが決定される過程がどのようにモデル化されているかを示したものである。これらは茎および葉柄，根あるいは生殖器官についても，全く同様な方法によって求められる。ただし生殖器官については，生育初期にはその原基が分化していないので，その生長はつぎのように表わされた。すなわち生殖器官の現存量は，初期値をゼロとし，しかも葉について示された組織の生長速度に花芽原基の分化速度  $DIFRFP$  を加えて，

$$DWP = INTGRL(0., GRP - CATBRP - DEFLRP + DIFRFP)$$

で与えられた。上の式では，花芽が分化するまでは  $DWP$  もゼロであるので，生長速度もゼロのままで積分される。花芽原基の分化速度  $DIFRFP$  はつぎのように与えられた。

$$DIFRFP = 1.0 / DELT * PULSFI$$

$$PULSFI = NOR(DVSPL - 0.75, 0.75 - DVSPL - DVR * DELT)$$

すなわち CSMP の NOR 関数と積分の時間きざみの幅  $DELT$  とによって，ヒマワリの發育ステージ  $DVSPL$  が 0.75 に達すると，瞬間的に値が 1.0 のパルスが発生されて， $1\ g\ m^{-2}$  の花芽原基が分化するようにモデル化された。

栄養生長から生殖生長への相の転換を支配し，また同化産物の各器官への分配率の経時変化を決定しているヒマワリの發育速度  $DVSPL$  は，(6.2) 式を用いてつぎのように与えられた。

$$DVSPL = INTGRL(DVSPLI, DVR)$$

$$DVR = AMAX1(0., TAO - THTEMP) / EFDGDF$$

$$INCON \quad DVSPLI = 0.26$$

$$PARAM \quad THTEMP = 5.0 \quad (^\circ C), \quad EFDGDF = 1300. \quad (^\circ C \cdot day)$$

すなわち時々刻々の發育ステージは，気温の関数として与えられた發育速度を時間について積分して得られる。發育速度  $DVR$  は気温から  $5^\circ C$  を差引いた値に対する，ヒマワリの開花に要する有効積算気温  $EFDGDF$  の比として，時々刻々の気温から求められる。なお  $AMAX1$  はかつてで困んだ 2 つの数値のうちの大きい方を選ぶ CSMP の関数であり， $DVSPLI$  はシミュレーション開始時の  $DVSPL$  の初期値である。

すでに説明したように、このモデルでは群落の葉面積指数  $LAI$  は葉重に比葉面積  $SPLA$  を乗じて、

$$LAI = SPLA * DWL$$

で与え、 $SPLA$  は播種後日数  $DAY$  の関数として、つぎのように表わされた。

$$SPLA = AFGEN(SPLTB, DAY)$$

$$FUNCTION \quad SPLTB = (0., 0.028), (23., 0.027), \dots\dots\dots(89., 0.021), (150., 0.02)$$

以上に説明した諸式は、積分の時間さぎみの幅  $DELT$  毎に、別のセクションで計算した群落光合成速度  $CPHOTR$  とともに同時平行的に処理され、時々刻々のヒマワリの各器官の生長量が求められる。

### 3.3 群落の微気象と光合成

群落上の気象条件と、前節で求められる葉面積指数との関連において、時々刻々の群落内の微気象と光合成を計算するモデルはプログラムの chapter II に組込まれている。chapter II はさらに4つのセクションに区分されているので、各々のセクション毎に、ここで行なわれる計算内容の概要について以下に説明する。

セクション II-1 では、ヒマワリの生育時期に応じた葉群の幾何学的構造が発生され、それに対応した散乱放射の消散係数が求められる。すなわち 3.6 図のヒマワリ群落の葉の傾斜角分布の測定データから、葉群の平均傾斜角  $ALFBAR$  が播種後日数の関数として、つぎのように与えられた。

$$ALFBAR = AFGEN(ALFBTB, TIME)$$

$$FUNCTION \quad ALFBTB = (0., 20.), (38., 27.8), (48., 29.5), (60., 37.4), (69., 47.6), (120., 50.) \quad (\text{degree})$$

一方葉群の傾斜角分布の標準偏差  $SDALF$  は全生育期間を通じて一定として、

$$PARAM \quad SDALF = 19.0 \quad (\text{degree})$$

とおいた。このようにして与えられる  $ALFBAR$  と  $SDALF$  を用いて、すでに述べたベータ分布関数 (3.10式) によって、生育時期に応じた葉群の傾斜角分布  $PROBD(I)$  が発生される。この  $PROBD(I)$  を用いて、散乱放射の群落内消散係数  $ETSR$  が (3.14) および (3.15) 式によって求められる。

プログラムのセクション II-2 では、上で与えられた  $PROBD(I)$  と  $ETSR$ 、および chapter III より与えられる時々刻々の全短波放射強度  $TOSRIO$ 、散乱短波放射強度  $DSCSRO$  そして太陽高度  $CUSUNA$  を用いて、群落内の下向き、上向きの直達・散乱  $PAR$  強度分布が計算される。この計算に用いられた式とパラメータは、第 III 章 4.1 節に示されているものと同一である。

プログラムのセクション II-3 では、全短波放射強度  $TOSRIO$ 、大気飽差  $VDO$ 、気温  $TAO$ 、風速  $UO$  および葉面積指数  $LAI$  から、群落の平均葉温  $AVTL$  が求められる。すなわち、第 IV 章の群落微気象予測モデルを用いて求めた群落の平均葉温と上述の気象要素および  $LAI$  との間の 4.14 図に示された関係が、二次元の配列をもった数組の表に読みこまれている。CSMP の二次元関数発生器  $TWOVAR$  によって、この二次元のデータ配列が直線補間されて、時々刻々の気象条件と葉面積指数の値に対応した  $AVTL$  が求められるようになっている。

いま  $LAI$  が 2 と 4 の間のある値であるときについて、群落の平均葉温を求める操作を

プログラムから説明すればつぎのようである。 $LAI$ が2の群落の平均葉温と外気温の差と，飽差 ( $VDO$ ) および日射 ( $TOSRIO$ ) との関係は  $TLTB1$  という名の二次元配列の表に読みこまれており， $LAI$ が4のときの同様な関係は  $TLTB2$  という表に収められている。この各々の  $LAI$  に対応する葉一気温差， $DTLX1$  と  $DTLX2$ ，はそのときの  $VDO$  と  $TOSRIO$  の値を用いて，つぎのように二次元関数発生器  $TWOVAR$  によって直線補間されて読みとられる。

$$DTLX1 = TWOVAR(TLTB1, VDO, TOSRIO)$$

$$DTLX2 = TWOVAR(TLTB2, VDO, TOSRIO)$$

実際の  $LAI$  は2と4の間のある値であるので， $DTLX1$  と  $DTLX2$  を  $LAI$  に応じて直線補間し，そのときの  $LAI$  に対応する葉一気温差  $DTLX$  がつぎのようにして求められた。

$$DTLX = (LAI - 2.0) / 2.0 * (DTLX2 - DTLX1) + DTLX1$$

実際の平均葉温  $AVTL$  はこれにさらに風速の効果  $EFWIND$  を乗じて，

$$AVTL = DTLX * EFWIND + TAO$$

で与えられる。 $EFWIND$  は4.11図に示されたシミュレーション結果が風速  $1 \text{ m sec}^{-1}$  のときの値を1にとって，無次元化してつぎのように与えられた。

$$EFWIND = AFGEN(WTLTB, UO)$$

$$FUNCTION WTLTB = (0., 3.0), \dots (1000., 0.0)$$

第IV章に説明した複雑なモデルから求まる気象条件と  $LAI$  に応じた群落の平均葉温が，以上のように簡略化して与えられた。

プログラムのセクションII-4では，以上のようにして求められた葉群構造，群落内のPAR強度分布そして群落の平均葉温を用いて，時々刻々の群落光合成速度が計算される。群落光合成速度  $CPHOTR$  を求める式とそれに必要なパラメータの値は，第III章の4.1節に示されたものと同一である。

### 3.4 気象および地理天文学的諸条件

このモデルでは時々刻々の気象条件が作物個体群の生長の動態をもたらす原動力 (motive force) となっている。このためモデルに入力される気象条件は，時間平均値ないしはそれに近いような時間間隔の気象データであることが望ましい。しかしこのような詳細な気象データは一般には入手が困難であることから，モデルの適用範囲が著しく制約されることになる。このため気象庁の報告書等に公表されている。日積算全短波放射量 ( $DAYSRI$ ,  $\text{cal cm}^{-2}$ )，日最高・最低気温 ( $TAMX$ ,  $TAMN$ )，日平均風速 ( $UO$ ,  $\text{cm sec}^{-1}$ ) および日平均水蒸気圧力 ( $VPO$ ,  $\text{mb}$ ) を入力気象データとして，作物生長のシミュレーションが行なわれるようにモデルが作られている。これらの気象要素のうち，生長に対して支配的に大きな影響を及ぼす気温と日射については，上に示した日データからそれらの日変化曲線を推定して，時々刻々の値が与えられるようになっている。このような気象条件およびそれを求めるのに必要な地理・天文学的諸条件はプログラムの chapter III で与えられる。

気温の日変化は，日最高，最低気温 ( $TAMX$  と  $TAMN$ ) を入力データに用いて，和田 (1980)<sup>251)</sup>の方法を若干修正して，求められる。すなわち日最低気温は日の出時  $TSRIS$  に，最高気温は太陽の南中時  $TNOON$  より2時間遅れて現われるものとして，和田の提

案した二つの *SIN* 曲線を合成して気温の日変化パターンが求められた。このために必要な各日の *TAMX*, *TAMN*, 日の出時刻 *TSRIS* および日没時刻 *TSSET* は、ヒマワリの播種後日数の関数として、テーブル関数で与えられた。

全短波放射強度の瞬時値 (*TOSRIO*,  $\text{cal cm}^{-2} \text{sec}^{-1}$ ) は日全短波放射量 *DAYSRI* からつぎのような *SIN* 曲線で与えられた。

$$TOSRIO = TOSRN * \sin(\text{PAI} * \text{THOUR} / (\text{TSSET} - \text{TSRIS}))$$

ここで *TOSRN* は南中時の全短波放射強度で、

$$TOSRN = \text{PAI} * \text{DAYSRI} / (2.0 * (\text{TSSET} - \text{TSRIS}) * 3.6E3)$$

である。全短波放射中に占める直達、散乱放射の割合およびその各々に占める光合成有効放射の割合は、第 III 章の第 2 節に示された諸式と 3.1 表に示されている諸パラメータ値を用いて、*TOSRIO* より推定して用いられた。さらに東京の緯度および太陽の赤緯を用いて、時々刻々の太陽高度 *CUSUNA* も求められた。

実際のシミュレーションに使用された以上の気象データおよび地理・天文学的な諸データの値は、すべてパラメータあるいはテーブル関数として、巻末のプログラムの中に示されている。

### 3.5 シミュレーション結果の出力とランコントロール

以上にのべた気象の経過からヒマワリ個体群の生長動態をシミュレーションするモデル *SUNGRS* のプログラムの制御とシミュレーション結果の出力は、プログラム末尾のランコントロールセクションで行なわれる。シミュレーションはヒマワリの発育ステージ *DVSPL* が 1.5 に達したときに、つぎの *FINISH* 文によって終了するようになっている。

*FINISH DVSPL=1.5*

シミュレーションの結果は *CSMP* 内蔵の *PRINT* 文と *OUTPUT* 文によってつぎのように出力された。

*PRINT DAYSRI, AVTAO, .....DVSPL, ETSR*

*OUTPUT TDWL, TDWS, TDWR, TDWP*

*PAGE GROUP*

*TIMER FINTIM=81., PRDEL=2., OUTDEL=1., DELT=0.05, TIME=20.0*

すなわち *PRDEL* で指定された時間間隔（ここでは 2 日）毎に日積算日射量 *DAYSRI*, 日平均気温 *AVTAO*...等が数値として出力される。さらに *OUTDEL* で指定された時間間隔（ここでは 1 日）毎に、*OUTPUT* 文につづく葉、茎、根および生殖器官の現存乾物重 *TDWL*, *TDWS*, *TDWR* および *TDWP* ( $\text{g m}^{-2}$ ) の生長曲線が、作図されて出力される。*PAGE GROUP* 文は、*OUTPUT* 文で指定された複数個の変数を同一スケールで表示するように指定するものである。*OUTPUT* 文によって出力されたヒマワリの各器官の生長曲線の一例が巻末のプログラムとともに示されている。

*TIMER* によって、結果の出力の時間間隔の他に、シミュレーションの開始時 *TIME* 終了時 *FINTIM* および積分の時間きざみの幅 *DELT* が指定される。このモデルでは *DELT=0.05* すなわち 1/20 日の時間きざみで積分が行なわれた。数値積分の方法として、このモデルは花芽の分化などいくつかの不連続な関係を含んでいて、可変 *DELT* の洗練された積分法（例えばルンゲクッター・シンプソンの方法）を用いることができないので、最も単純な Euler の矩形積分法 (Rectangular Integration Method) が、

### METHOD RECT

によって指定された。この場合，あらかじめ *DELT* の値を変えて数回のシミュレーションを行ない，それ以上 *DELT* を小さくしてもシミュレーション結果が変化しないような *DELT* の値として0.05が決定された。

シミュレーションプログラムは最終的に，

*END*

*STOP*

で終了する。*END* 文と *STOP* 文の間に，新しいパラメータあるいは気象データを挿入すると，プログラムは本文と同一であるが，挿入したパラメータあるいは気象データのみを変更した場合についてのシミュレーションが実行される。すなわち同一モデルによる種々に異なったケースについてのシミュレーションが行なわれる。巻末に付加されているプログラムでは，このようにして *END* 文と *STOP* 文の間に栽培条件の異なる場合についてのパラメータや気象データが挿入されていて，これらについてのシミュレーションが一括して行なわれた。

## 4. モデルによるシミュレーションの結果

### 4.1 光合成，貯留炭水化物量および生長の日変化

時々刻々の気温，日射条件の変化に対する，ヒマワリ個体群の光合成速度 *CPHOTR*，作物体内の貯留炭水化物のレベル *RSLPLT* および乾物重の生長 *TDWPLT* の応答についてのシミュレーション結果が6.6図に示されている。図は1971年の粗植区（S区）のヒマワリについての，播種後20日目から1週間のシミュレーション結果である。

すでに説明したように，全短波放射強度 *TOSRIO* は日積算日射量に応じた正弦曲線で，そして気温 *TAO* は日最高，最低気温の値を用いて，最高気温出現時が太陽の南中時より2時間遅れるような合成三角関数で与えられている。光合成速度 *CPHOTR* は *TOSRIO* に強く依存した日変化を示すが，作物の生長とともにその日変化の振幅が次第に大きくなっていく。一方，作物体の貯留炭水化物のレベル *RSLPLT* は日の出とともに増加し，日没時に最高値に達した後，夜間には作物体組織の生長に消費されて減少する。この *RSLPLT* のシミュレーションによる日変化の様相は Challa (1976)<sup>23)</sup> がキュウリの作物体のデンプンおよび糖濃度の日変化を測定して得た結果とよく一致している。

*RSLPLT* は日中の日射条件と夜間の気温条件によって大きく左右されることがわかった。すなわち播種後21から22日目の，日射が強いにもかかわらず気温が低目に経過したような日には，翌日の光合成開始時においても *RSLPLT* は10%以上になっており，かなりの量の光合成産物が翌日に繰越されたことがうかがえる。一方，播種後23日から24日目にかけての，日射が弱いにもかかわらず気温は高めに経過したような日には，夜間に *RSLPLT* が著るしく低下することが認められる。さらに，*RSLPLT* は作物が生長して現存乾物重が増加するにつれて次第に低下していくことも明らかになった。

ヒマワリの全乾物重は昼間の光合成によって増大し，夜間の生長，維持呼吸によって減少して，全体としては波形状に生長していく。

初期生育を促進するという立場からは，日中の光合成産物を夜間に完全に消費して，翌日の拡大再生産にまわした方が望ましい。最近施設園芸では日中の日射量に応じて夜温の

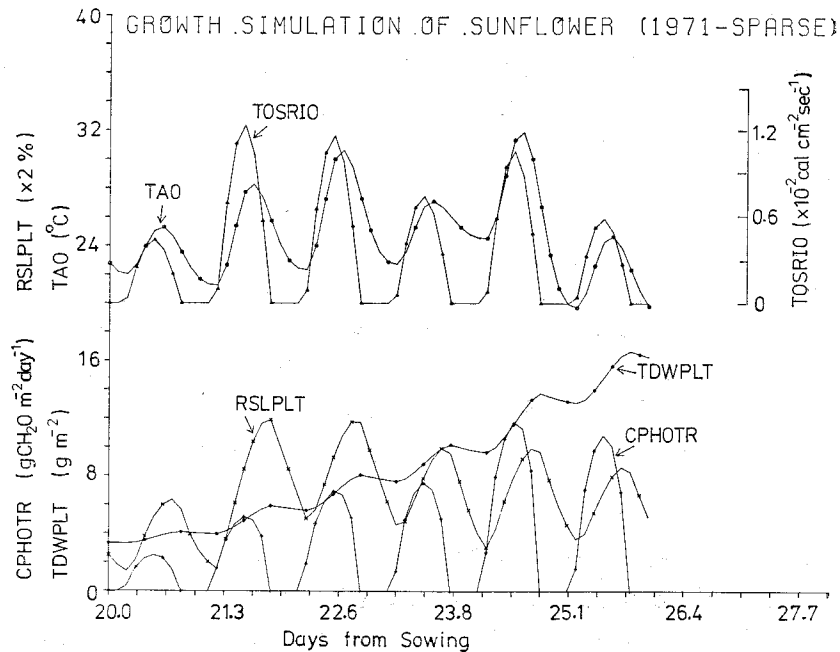


Fig. 6.6. Simulation results on diurnal courses of gross canopy photosynthetic rate (*CPHOTR*), reserve carbohydrate level of crop (*RSLPLT*) and crop dry weight (*TDWPLT*) for sparse (S) sunflower stand grown in 1971, together with total shortwave radiation flux intensity (*TOSRIO*) and air temperature (*TAO*) conditions.

設定値を変える日射依存型の温度管理方法が種々試みられている (Rnnd—Jones ら<sup>187)</sup>, Toki ら<sup>230)</sup>, Van de Vooren ら<sup>248)</sup>). このような温度管理の方法は、本シミュレーションの結果から判断しても有効な方法であると考えられる。

#### 4.2 シミュレーション結果と実測値の比較

1971年の粗植区 (S区) のヒマワリ個体群についての単位土地面積あたりの全乾物重 *TDWPLT* と葉面積指数 *LAI* の生長のシミュレーション結果と実測値の比較が 6.7図に示されている。シミュレーション結果は *TDWPLT* と *LAI* の生長を2日毎にプロットしたものである。

6.7図の曲線1は本論文の第I章から本章の第2節にわたって示された、気象とヒマワリの生理・生態に関する諸パラメータの値を用いてのシミュレーション結果である。この場合には、*TDWPLT* と *LAI* はともにシミュレーション結果が実測値を明らかに下まわっている。この原因として光合成の過少評価あるいは呼吸の過大評価のいずれかが考えられる。

そこで光合成の測定結果から推定して決められた個葉の光—光合成曲線 (3.22式) の二つのパラメータ *a* と *b* について、光合成を増加させる方向に *a* を10%減らし、*b* を10%高めて乾物重の生長のシミュレーションを行なった。その結果が6.7図の曲線2として示されている。つぎに、第V章において、実験的に求めたヒマワリの光合成産物から各器官を

構成する物質への転換効率  $PV$  を，Penning de Vries (1972)<sup>175)</sup> の理論的な推定値に等しくなるように15%高めたときのシミュレーション結果が曲線3である。シミュレーション結果2と3とでは，播種後80日目ごろの乾物重はほぼ等しくなるが，生育初期から中期にかけては光合成を高めた2の方が呼吸を低めた3よりも  $TDWPLT$ ， $LAI$  ともに大きく，かつ実測値よりも大きいことがわかった。以上のことからシミュレーション値が実測生長量を若干下まわった原因は，主として光合成産物から作物体組織への転換効率  $PV$  が過少評価されていたためと判断された。すなわち本実験において乾物重の生長と呼吸の測定データより推定して得られたヒマワリの各器官の  $PV$  の値よりも，Penning de Vries (1972)<sup>175)</sup> がヒマワリの作物体の化学成分をもとに理論的に推定して得た  $PV$  の値の方が，実際のヒマワリの生長に照らしてより妥当なものであると考えられた。

$PV$  の値を以上のように変更した場合，ヒマワリの開花期にあたる播種後70日目ごろまでは，生長のシミュレーション値は実測された生長曲線とほぼ一致するが，それ以降になるとシミュレーション値は実測値をかなり下まわることがみられた。

$PV$  については Penning de Vries の値を用いて，栽培年次，気象そして栽培条件の異

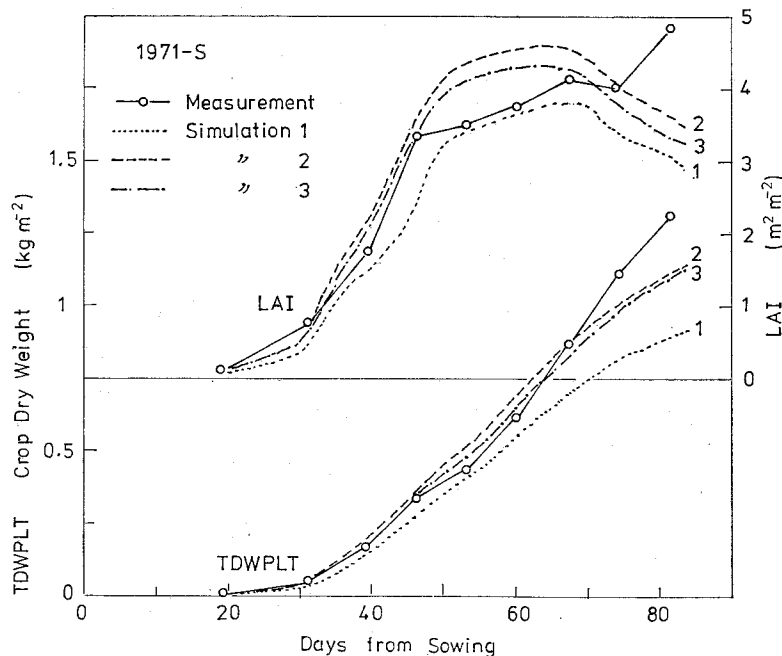


Fig. 6.7. Comparison of simulated and observed growth curves in crop dry weight and  $LAI$  for sparse (S) sunflower stand in 1971. The curve 1 is the simulation result with a set of standard parameters given in the foregoing sections, the curve 2 is the result with small modification for leaf photosynthetic parameters, and the curve 3 the result with replacing the production value ( $PV$ ) of each organ with Penning de Vries' (1972) data.

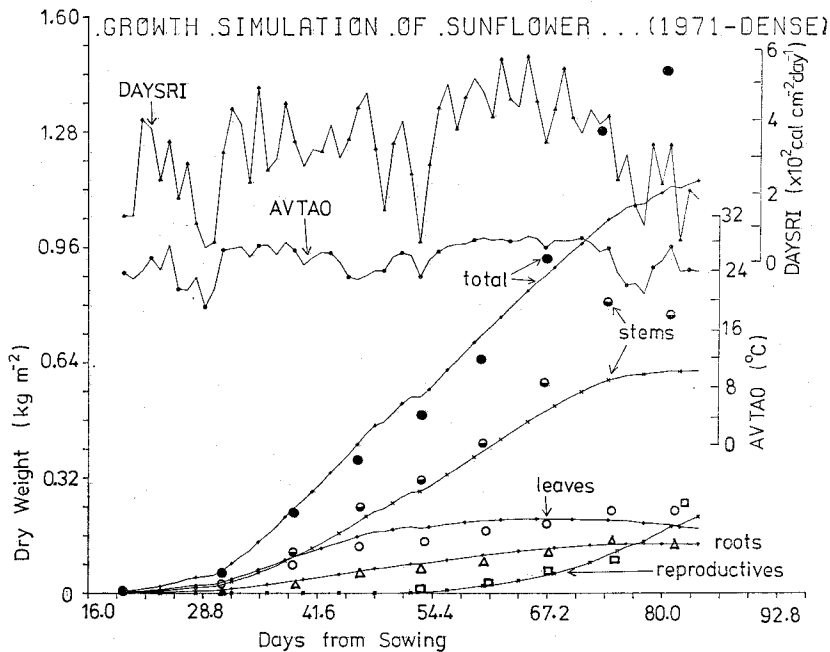


Fig. 6.8. Comparison of simulation and measurement in the growth curves of each organ and whole crop for dense sunflower stand in 1971. DAYSRI denote daily shortwave radiation intensity and AVTAO mean air temperature.

なるヒマワリ個体群について生長のシミュレーションを行ない、実測データと比較したところ6.8~6.10図に示すような結果が得られた。これ等の図はシミュレーション結果をX-Yプロッターによって直接描かせたものである。6.10図の1972年のヒマワリについての生長のシミュレーション結果は、1日を5等分して表示されているために生長の波形が現われている。

6.7図に示されているヒマワリ個体群よりも栽植密度が2倍高い1971年のD区(6.8図)、6.7図と同一密度であるが一週間間隔で約60%の遮光処理が中断して繰り返されたSS区(6.9図)および1972年に栽培されたヒマワリ個体群(6.10図)のいずれにおいても、播種後70日目ごろの開花~結実初期ごろまでは、6.7図同様に、シミュレーション値と生長の実測値はほぼ一致している。この時期をすぎると、遮光処理を行なった1971-SS区を除いて、すべてのヒマワリ個体群とも生長のシミュレーション値は実測値を下まわることがみられた。

以上のことから個葉の光合成機能、群落の幾何学的構造と微気象、そして呼吸や同化産物の分配パターン等の諸過程を積上げて導いた気象とヒマワリ個体群の生長との関係のシミュレーションを行なうSUNGRSは、光合成産物の転換効率PVの当初の値をPenning de Vries (1972)<sup>175)</sup>の値に変更することによって、気象条件や栽培条件の異なるヒマワリ個体群の栄養生長をかなりよく再現できると考えられる。生殖生長期に入ると、遮光処理を行なった1971年のSS区を除いて、すべての試験区とも生長のシミュレーション値は実



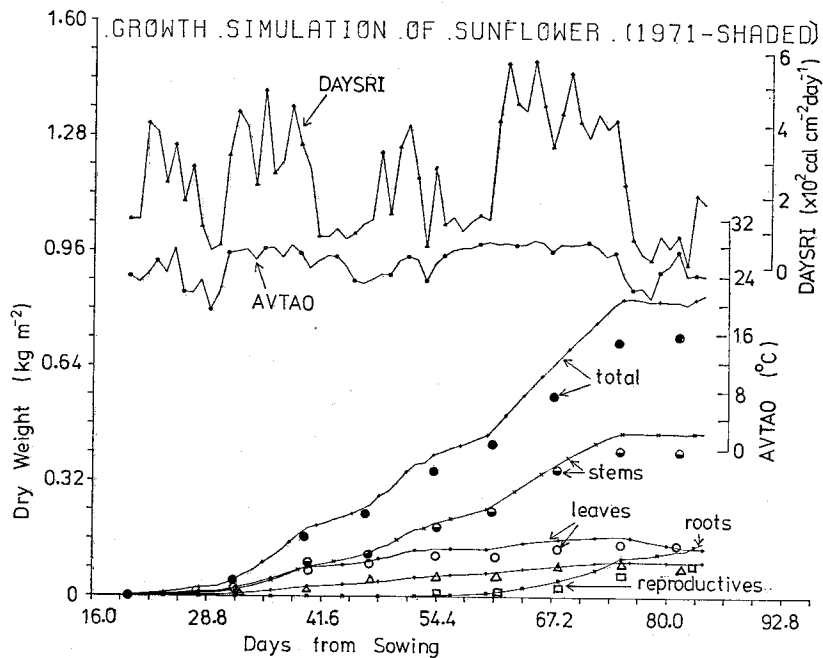


Fig. 6.9. Same as Fig. 6. 8, but for periodically shaded sparse sunflower stand (SS) in 1971.

測値を下まわることがわかった。この原因については後で考察する。

遮光処理を行なった SS 区 (6.9 図) では、遮光期間中に光合成が抑制されて生長が低下し、無遮光期間中にそれが回復して、全体として階段状の生長経過をたどったが、SUNGRS によるシミュレーション結果はこの過程をかなりよく再現した。なお、この遮光区のみにおいて、シミュレーションによる乾物重の生長が生殖生長期においても実測された生長量をわずかに上まわっている。これはつぎのような理由によるものと考えられる。すなわち、実際のヒマワリ群落では一週間の遮光期間中にかなり多量の葉が落葉することが見られたが、このモデルでは落葉速度は LAI のみの関数として与えられており、日射条件と落葉との関係は考慮されていない。このためシミュレーション結果の方が実際よりも葉面積あるいは葉重がわずかに上回って (6.9 図)、群落光合成が幾分過大評価されたものと考えられる。さらに遮光を行なうと 6.3 図にみられたように比葉面積 (SPLA) が大きくなって葉が薄くなることがみられた。SPLA が大きくなると一般的に作物の葉の光合成能は低下することが知られているが (Pearce ら<sup>174)</sup>, Dornhoff and Shibles<sup>283</sup>)。このモデルでは光合成能は葉の厚さにかかわらず一定とされている。このことも遮光区の群落光合成を幾分過大評価せしめた原因と考えられる。このようにシミュレーションでは遮光区的光合成が若干過大評価されたために、乾物生長のシミュレーション結果が実測値をわずかに上まわったものと考えられる。

乾物重の生長の実測結果 (6.1 図) において、1972 年に栽培されたヒマワリは 1971 年のヒマワリよりも生長が劣ることがみられたが、これが兩年の施肥量の差異によるものかそれ

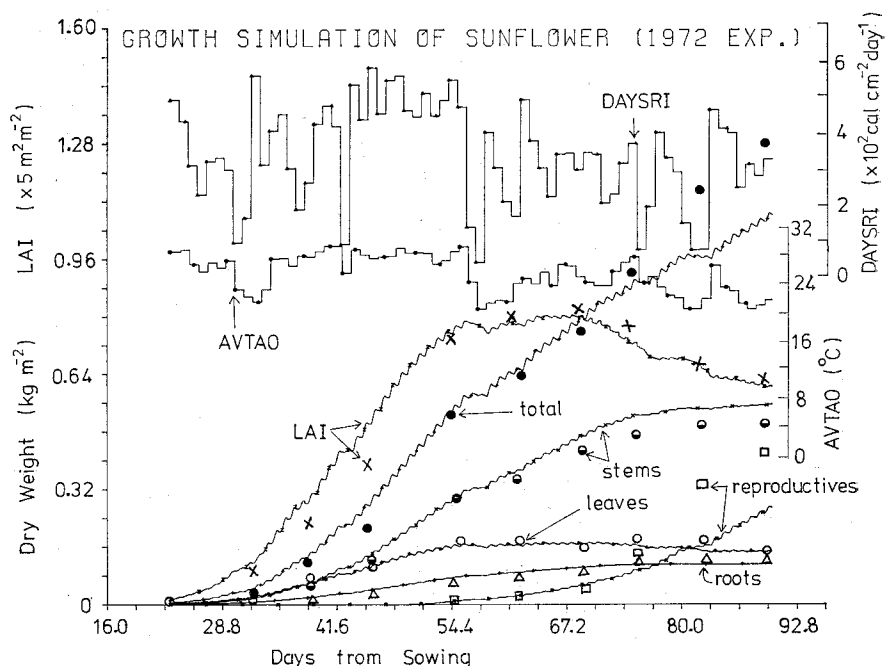


Fig. 6.10. Same as Fig. 6.8, but for sunflower stand grown in 1972. Outputs were made with smaller time interval than those in Figs. 6.8 and 6.9.

とも気象条件の違いによるものかについて若干の検討を行なってみる。

本論文において提出された気象とヒマワリの生長との関係のシミュレーションモデル SUNGRS では、肥料条件が光合成や葉の生長に及ぼす影響は考慮されていず、これらは肥料レベルにかかわらず一定とされていて、気象の影響のみを評価するように作られている。このような SUNGRS による生長のシミュレーション結果においても、実測値と同様に1972年のヒマワリ個体群は前年のそれ(D区とS区)よりも、生育後期の乾物重が約20%すくない。1972年の気象条件を6.10図よりみるに、ヒマワリの生育後期に低温寡照の日が続いたことが認められる。以上のことから1972年度のヒマワリは各肥料要素を前年の約10 kg/10 a から、その75%に減らしたためではなく、生育後期の不良気象条件が主たる原因となって、前年度の乾物生産を下まわったものと考えられる。

#### 4.3 生長と乾物収支

ヒマワリ個体群の粗光合成量  $GSPPLT$ 、現存乾物増加量  $TDWPLT$ 、維持呼吸量  $TMRPLT$  生長呼吸量  $TGRPLT$  および枯死脱落量  $TDEFL$  の積算値が生長にともなってどのように変化するかを、1972年の個体群についてのシミュレーション結果から示すと6.11図のようになる。

積算光合成量に占める現存乾物重の割合は生育とともに次第に低下し、播種後90日目ごろにはそれは約50%になることがモデルより予測された。現存乾物重として蓄積されずに系外に失なわれる炭水化物の大半は維持呼吸によるものであり、ついで生長呼吸であ

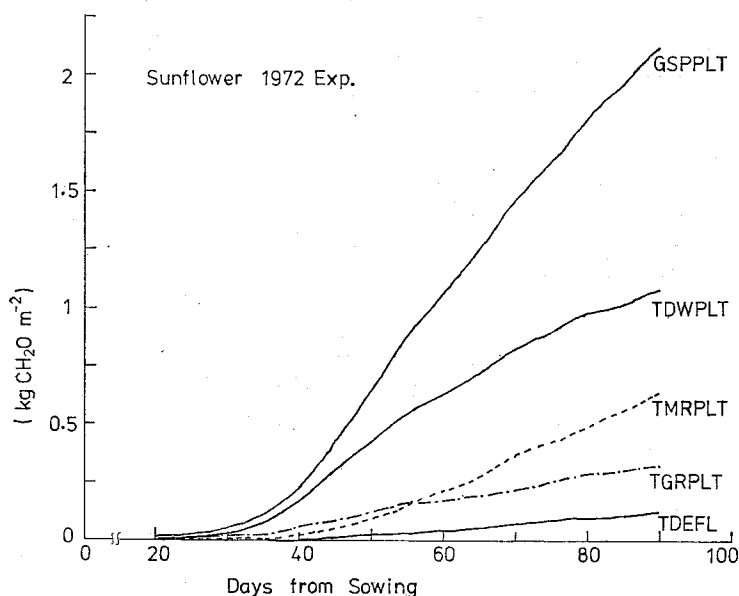


Fig. 6.11. Simulation results on time changes in the integrated values of gross canopy photosynthesis (GSPPLT), maintenance respiration (TMRPLT), growth respiration (TGRPLT), defoliation (TDEFL) and dry weight of whole crop, for sunflower stand grown in 1972.

る。これら呼吸による乾物の消費に比較して、枯死脱落によって失なわれる乾物量ははるかに小さいものであることがわかった。ヒマワリの各器官の維持呼吸の値は、5.2表に示されたように乾物1gあたり1日につき数10mgないしはそれ以下であるが、作物体が大きくなりかつ長期間にわたって積算されると、それによって失なわれる炭水化物の量は非常に大きなものになることがわかった。生育につれて維持呼吸がこのような増大することが生長の頭打ち現象を生み出す最大の要因となっている。

#### 4.4 パラメータ感度テスト

気象の経過からヒマワリ個体群の生長動態のシミュレーションを行なうモデルSUNGRSでは、生長に関与する諸過程が実験的に推定されたパラメータの値とともにモデル化して積上げられている。このパラメータあるいは気象データ群には、その大小がヒマワリの乾物重の生長に支配的に大きな影響を及ぼすものと、そうでないものとが混在している。各パラメータあるいは気象データがヒマワリ個体群全体の乾物重の生長にどのような比重で関与しているかを明らかにすることは、つぎに述べる三つの観点において重要である。

(1) 通常の気象条件下において、ヒマワリ個体群の生長に関与する諸過程の中で支配的に大きく生長に影響を及ぼす要因とそうでないものとが明らかになる。

(2) モデルをさらに改善して、気象条件から生長の動態予測が実用上満足できる精度で行なえるようにするには、どの過程についてより詳細な実験的研究を行なって精度の高い

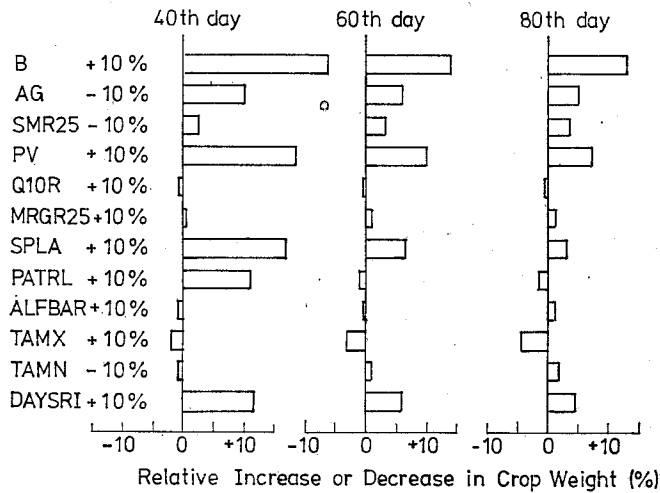


Fig. 6.12. Effect of 10% change of each parameter and weather data on the simulated crop dry weight at 40th, 60th and 80th day from the sowing, for sparse sunflower stand in 1971. *B* denotes the initial inclination angle of rectangular photosynthesis-light curve; *AG* another parameter of the photosynthesis-light curve; *SMR25* the maintenance respiration rate at 25 °C; *PV* the production value of plant tissue; *Q10R* the temperature coefficient of respiration; *MRGR25* the maximum *RGR* of each organ at 25 °C; *SPLA* the specific leaf area; *PATRL* the partitioning ratio of gross photosynthate to leaves; *ALFBAR* the mean inclination angle of leaves; *TAMX* the daily maximum air temperature; *TAMN* the daily minimum air temperature; *DAYSRI* the daily shortwave radiation flux intensity.

パラメータ値を推定する必要があるかが明らかになる。

(3) 多収をめざして品種選抜や栽培方法の改善を行なう場合、どのような形質や過程に着目して行なえばよいかの見通しが得られる。

以上のことを意図として、SUNGRS に組込まれている 諸パラメータ あるいは 気象データの値を、生長を増加させると考えられる方向に、巻末のシミュレーションプログラムに示されている基準値よりも10%増加、減少させて、それが各時期のヒマワリの乾物重の生長にどの程度の影響を及ぼすかを調べた。この対象として1971年の粗植区のヒマワリとそのときの気象条件を選び、巻末のプログラムに与えられているパラメータおよび気象データを用いて生長のシミュレーションを行なったときの各時期の乾物重を基準にとり、パラメータや気象データを以上のように変化させると生長が何%変化するかを調べた。その結果が6.12図に示されている。

6.12図にはパラメータおよび気象データの値の10%の変更が、ヒマワリ個体群の乾物重の生長に及ぼす影響について、播種後40日目（生育初期）、60日目（中期）および80日目（後期）について相対値で示されている。図に示されている結果から、パラメータや気象データは、(1)ヒマワリの全生育期間を通じて大きな影響を及ぼすもの、(2)全生育期間を通

じてほとんど影響を与えないもの，(3)初期生育には大きな影響を及ぼすが後期生育にはほとんど影響しないもの，(4)初期生育にはほとんど影響を与えないが，後期生育には少なからぬ影響を及ぼすものの四つのタイプに分類できることがわかった。

第1の全生育期間にわたって生長に大きな影響を及ぼす要因としては，光—光合成曲線の立上がりの角度  $B$ ，光合成の光飽和値に関係しているパラメータ  $AG$ ，光合成産物の転換効率  $PV$  そして日積算日射量  $DAYSRI$  の四つである。これらの要因は生育初期ほどその影響度が高く，後期になるほどそれが小さくなるので，厳密には第3のタイプに近いが，生育後期においてもその影響度の絶対値が大きいことから第3のタイプとは区別できる。この四つの要因は光合成と物質の転換効率，すなわちシステムへの入力に関係しているものである。このことから作物の乾物生産の大小は，温度条件や他の要因が生長を著しく制限しないかぎり，入力の大小によって支配されると結論できる。

第1のタイプに属する四つの要因の中でも，光—光合成曲線の立上りの角度  $B$  の影響が最も大きいことがわかる。この  $B$  は (3.23) 式で示されたように，光合成の光化学反応の抵抗  $\epsilon$  と密接に関係しており，通常の圃場気象環境下の作物個体群の光合成および乾物生産は主として光合成の光化学反応の速度によって大きく律速されていると考えられる。 $B$  について大きな影響を及ぼしている要因は光合成産物の転換効率  $PV$  である。 $PV$  の大小は作物体を構成する物質の種類によって決まるものである (Penning de Vries<sup>175), 176</sup>)。光合成産物がデンプンやセルロースとして蓄積されるときには  $PV$  は大きくなり，タン白質や脂質に変換される場合にはそれは小さくなる。

第2の生育全期間を通じて乾物生産にはほとんど影響を及ぼさない要因は，呼吸の温度係数  $Q_{10R}$ ，気温  $25^{\circ}\text{C}$  における組織の最大生長率  $MRGR_{25}$ ，そして葉群の平均傾斜角  $ALF\bar{B}AR$  である。 $Q_{10R}$  は呼吸と生長速度の温度依存性を与えるパラメータであり， $MRGR_{25}$  は潜在可能生長速度の大小を表わすパラメータである。これらのパラメータは生長が温度の影響をもろに受けるような低，高温条件下では，その大小は生長に対して少なからぬ影響を及ぼすことが考えられる。ところが本実験のヒマワリの場合，平均気温は生育全期間を通じて  $25^{\circ}\text{C}$  前後の適温に近い条件下で経過したため  $Q_{10R}$  と  $MRGR_{25}$  の影響が小さく出たものと判断された。

葉群の平均傾斜角  $ALF\bar{B}AR$  は，第Ⅲ章で示されたように，垂直葉型と水平葉型群落とでは光合成は最大25%程度異なるが，ヒマワリの葉の平均傾斜角を10%程度高めても長期間のヒマワリの生長にはほとんど影響しないことがわかった。

第3の初期生育には大きな影響を及ぼすが，後期生育にはほとんど影響しない要因は，比葉面積  $SPLA$  と同化産物の葉への分配率  $PATRL$  である。これらの要因はいずれも葉面積の生長に関係しているものである。生育初期には速かに葉を展開して太陽エネルギーを有効に捕捉することが乾物生産の増大につながるが，ある程度以上葉面積が確保されると，これらパラメータの影響はきわめて小さくなるか，あるいは生長に対して負に作用するようになる。葉はその形成と維持に最も多大のエネルギーを必要とする器官であり (5.2表)，生育後期において不必要に葉が生産されると，個体群全体の乾物生産に対してマイナスに作用すると考えられる。

第4の初期生育には影響が小さいが後期になるとそれが大きくなる要因は，各器官の維持呼吸率  $SMR_{25}$  と気温 ( $TAMX$ ,  $TAMN$ ) である。生育とともに維持呼吸の乾物生長

に及ぼす影響が高くなるのは、6.11図にみられたように作物体が大きくなるためである。6.12図では最高気温が低いほど乾物生産が高くなることがみられる。これはヒマワリの全生育期間を通じて最高気温が30°C前後の光合成の適温以上に高い日が多かったためと考えられる。一方、最低気温を低めると初期生育には負に作用するが、後期生育には正に作用することがみられた。生育初期には夜温が低いと光合成産物の翌日への残留現象がみられたが(6.6図)、最低気温をさらに下げるとこの残留量が増加して生長の拡大再生産につながらないためである。一方、生育後期には貯留同化産物のレベルが低下して維持呼吸による組織の崩壊も起こり得るので、このような場合には夜温を下げて維持呼吸を抑えた方が乾物生長が高まる。このことを反映して、最低気温を下げた場合に生育後期の乾物生産が高まったものと考えられる。

## 5. 考察

第I章から本章にわたって説明してきた気象要素と個葉の光合成、群落構造および微気象と個体群光合成、光合成産物の各器官への分配パターンそして器官の生長と呼吸などの諸過程を積上げて気象の経過からヒマワリ個体群の乾物重の生長動態をシミュレーションするモデル SUNGRS が作成された。SUNGRS による生長のシミュレーション結果と実際のヒマワリ個体群の生長との比較を行なったところ、明らかにシミュレーション結果が実測値を下まわることがみられた。この原因として、本実験より推定された光合成産物からヒマワリの各器官を構成する物質への転換効率  $PV$  が過小評価されているためと考え、 $PV$  の値を Penning de Vries (1972)<sup>175)</sup> の生化学的な理論値に置きかえてシミュレーションを行なった。すると栽培年次、気象および栽培条件の異なるヒマワリ個体群の、播種後70日目ごろまでの栄養生長期の生長動態が SUNGRS によってかなりよく再現できることがわかった。このことから本実験で推定された  $PV$  の値は過小評価されたものであって、それよりも約15%大きい Penning de Vries の理論的な推定値の方が、実際のヒマワリの生長に照らして妥当と考えられた。

一方、シミュレーションに用いられたヒマワリの個葉の光合成能の値は、ヒマワリの実際の生長に照らして妥当なものであることがわかった。本シミュレーションに用いた個葉の光合成能は、葉温25°Cそして PAR 強度が $0.7 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ のときの真の光合成の速度で $48 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ hr}^{-1}$ と、他の  $C_3$  作物について知られている値よりもかなり高いものである。ヒマワリの個葉の光合成能の測定値は Hiroi and Monsi (1966)<sup>68)</sup> の約 $25 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ hr}^{-1}$ から Warren Wilson (1966)<sup>257)</sup> の $50-65 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ hr}^{-1}$ にいたるまでの種々に異なった値が報告されている。本シミュレーションより、ヒマワリ個体群の高い乾物生産速度を説明するには、個葉の光合成能としては Hesketh (1963)<sup>69)</sup>, Horie (1968)<sup>74)</sup>, Nomoto and Saeki (1969)<sup>171)</sup>そして Eckardt ら (1971)<sup>82)</sup>によって報告されているような高い値が妥当であることがわかった。ヒマワリの個葉の光合成能がこのように他の  $C_3$  作物より高いのは、第I章でのべたように、気孔抵抗と葉肉抵抗の両者が小さいことによるものである。

以上のように SUNGRS はヒマワリ個体群の栄養生長期の生長動態をかなりよく説明できることが明らかになったが、播種後約70日を過ぎて生殖生長期に入ると、シミュレーション値は生長の実測値を20~30%下まわった。この原因として、6.12図のパラメータ感

度試験の結果からつぎのようなことが考えられる。

(1) 生育後期の乾物重の測定精度の問題

ある程度密植されたヒマワリ個体群では、生育の後期になると優性個体と劣性個体とが分化して、乾物重の個体間差が大きくなることがみられた。このために個体群の現存乾物重を正確に測定するには、生育後期ほど標本抽出個体数を多くするか、あるいはその抽出法を工夫する必要があるように思われた。本実験のヒマワリ個体群の現存乾物重の推定には、推定誤差を極力小さくするように、個体群の草丈分布にしたがった層化抽出法によって、各生育時期とも10個体の標本の抜き取り調査が行なわれている。このような方法によっても現存乾物重の推定値は10%前後の誤差を含んでいる可能性は残っているように思われる。

本実験のヒマワリ個体群の最終乾物重の測定値は、遮光処理を行なった試験区を除けば、 $1.3 \sim 1.5 \text{ kg m}^{-2}$ であった。この値は Hiroi and Monsi (1966)<sup>66)</sup> の測定値にほぼ等しいが、Eckardt ら (1971)<sup>32)</sup> の地中海沿岸での測定値、約  $1 \text{ kg m}^{-2}$  よりは大きい。Eckardt らの測定データは、土壤水分がヒマワリの生長を抑制するような条件下での測定値であることを考慮すると、本実験で得られた生育後期のヒマワリの乾物重の測定値は、以上の研究結果と比較してほぼ妥当なものと考えられる。以上のことから生育後期の生長のシミュレーション値と実測値のくい違いの一部は乾物重の測定値の精度と関係しているかもしれないが、すべてをそれに帰すことはできないように思われる。

(2) 生殖生長期の光合成が過小評価されている可能性。

SUNGRS では個体群としての葉の光合成能力は全生育期間を通じて一定とされている。ところが、ヒマワリの葉の比葉面積 (SPLA) は生育とともに減少すること、すなわち遅れて出てくる葉ほどその厚さが増すことがみられた (6.3図)。一方多くの作物の葉において、比葉重 (SPLA の逆数) が大きいほど葉の光合成能力が高いことが明らかにされている (Pearce et al.<sup>174)</sup>, Dornhoff and Shibles<sup>28)</sup>, Kallis and Tooming<sup>112)</sup>)。このことからヒマワリにおいても生育後期には葉が厚くなることから、生育初期よりも葉の光合成能力が高まっていることが考えられる。

(3) 生育後期の呼吸が過大評価されている可能性。

SUNGRS では呼吸は維持呼吸と生長呼吸に分離してモデル化されている。生長呼吸は光合成産物から作物体を構成する物質への転換効率  $PV$  と密接に関係しており、デンプンやセルロースなどに変換される場合には  $PV$  が高くしたがって生長呼吸は小さいが、タンパク質や脂質に変換されるときには  $PV$  は小さくなって生長呼吸は大きくなる。ヒマワリの生育後期の乾物重の増加は主として子実の肥大によるものであり、ヒマワリの種子は約50%の脂質を含んでいる (Saugier<sup>192)</sup>) ことから、生殖生長期の生長呼吸は栄養生長期のそれよりも増加すると考えられる。このことから生育後期の生長呼吸が過大評価されて、シミュレーション値が実測値を下まわったとは考えられない。

一方、維持呼吸は、作物の現存乾物重が大きくなる生育後期にはかなりの大きさになって、生長を抑制する最大の要因になっていることが、6.11図および6.12図に示された。ヒマワリの茎は生育後期には木化して、生理的に不活性にみえる組織が多くなっていることが観察された。このことから生殖生長期のヒマワリの茎の維持呼吸はかなり低くなっていることが考えられる。

ヒマワリの生育後期においてシミュレーションによる乾物重の予測値が実測値を下まわった原因として以上の三つのことが考えられる。しかしいずれの要因も単独では20～30%もの、モデルと実測値との間の乾物重の差異を説明し得るほどの大きさではなく、おそらく三つの要因が複合的に作用して生育後期の乾物重のシミュレーション値が実測値を下まわったものと考えられる。いずれにしても、ヒマワリの生殖生長期の炭水化物収支について、より詳細な実験的研究が必要である。

第II章において、作物の個葉の光合成機能は気象の前歴によって変化する、いわゆる適応現象の存在することが指摘された。このような作物の葉の光合成機能の気象適応性が、実際の作物の物質生産あるいは生長にどのように関係しているかについては、ほとんど分っていない。この作物の葉の光合成機能の気象適応性を無視してモデル化されたSUNGRSによる生長のシミュレーション結果が、かなりよく実際のヒマワリの栄養生長期の生長を再現していることから、極端な気象条件が数日も連続して続くようなことのないかぎり、個葉の光合成機能の気象適応性の問題が個体群の生長に対してそれほど大きな影響を及ぼしているとは考えられない。

## 6. 要約

個葉の光合成反応から出発して、個体群の光合成、光合成産物の分配そして器官の呼吸と生長を経て、個体群の生長に到る過程について第I章から本章にわたって調べられたことを体系的に積上げて、気象の経過からヒマワリ個体群の乾物重の生長動態を説明、予測するモデルSUNGRSを作成した。このモデルを用いて、栽培年次、気象条件そして栽培方法の異なった条件下に栽培されたヒマワリ個体群について、生長動態のシミュレーションを行ない、実測データとの比較検討を行なった。さらにこのモデルによるパラメータ感度試験から、ヒマワリの生理・生態的諸要素や気象要素がどのような比重で生長に関与しているかを調べた。得られた結果はつぎのように要約される。

(1) 実際のヒマワリの生長をモデルによって説明する場合、光合成産物から作物体の組織を構成する物質への転換効率の値として、本実験で推定された値よりも15%大きい、Penning de Vries (1972)<sup>17)</sup> が生化学理論より推定した値の方が妥当であることがわかった。またヒマワリの個葉の光合成能も、他の  $C_3$  作物について知られている値よりもかなり大きい約  $48 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ hr}^{-1}$  が必要であった。

(2) 以上のような光合成、呼吸のパラメータ値を用いると、栽培年次、気象条件そして栽培方法が大きく異なったヒマワリ個体群の栄養生長期の生長の動態が、モデルによってかなりよく説明できることがわかった。しかし生殖生長期に入ると、モデルによる生長の予測値は実際の生長を下まわる傾向のあることがわかった。

(3) ヒマワリの全生育期間を通じて乾物重の生長に最も大きな影響を及ぼしている要因は個葉の光—光合成曲線の立上りの角度であり、光合成産物の転換効率がこれにつぎ、以下、光合成の光飽和値に関係しているパラメータそして日積算日射量の順であった。これらはいずれもシステムへの物質の入力に関係している要因である。このことから通常の気象環境下での作物の生長は基本的には入力の大さに支配されていることが明らかになった。これに対して葉の傾斜角や呼吸の温度係数等は、生長に対する影響度の非常に低い要因である。



(4) 各器官の維持呼吸や気温は生育後期になるほどその影響が顕著になってくる要因であることがわかった。一方、葉面積の生長に関与している比葉面積や葉への同化産物の分配率は、初期生育には非常に大きな影響を及ぼすが、後期の生長にはほとんど影響を及ぼさないか、あるいは負に作用することがわかった。

(5) 生殖生長期に入ると、生長のシミュレーション値が実測値を下まわる原因について、生殖生長期の乾物重の測定精度および乾物収支の両面からの考察がなされた。

## VII 総 合 考 察

本研究は、作物の生長に関与する生理・生態学的および物理学的諸過程と気象要素との関係を実験的に調べ、それらをモデル化して積上げて気象の経過から作物個体群の生長の動態の予測をヒマワリについて試みたものである。本研究において対象とされている作物生長の諸過程は、個葉の光合成・蒸散作用、群落構造および微気象と作物個体群の光合成、そして光合成産物の分配や物質変換およびそれにとりなり呼吸等である。本研究において一貫している立場はつぎの3点である。

(1) 以上のような諸過程に関しての本実験の結果と、現在までに得られている知見とをモデル化して積上げて、気象から作物の生長動態の予測を行なった場合、実際の現象がどの程度説明できるかを明らかにする。

(2) 以上の諸過程が気象と作物個体群の生長との関係にどのようにかかわっているかを論理的に明らかにする。

(3) このような研究方向をさらに発展させて、気象の経過から作物の生育の動態および収量の予測を実用上満足できる精度で行えるようにするには、今後どのような研究が必要であるかを明確にする。

以上の三つの研究目標のうちの第1の点に関しては、第VI章で示されたように、このようなモデルによって種々に異なった条件下に栽培されたヒマワリ個体群の栄養生長期の生長動態はかなりよく定量的に説明できるが、生殖生長期に入るとモデルによる予測値は実測値を下まわることが明らかにされた。この事実に基づいてここでは、上に示した研究目標の第2、第3点との関連において、今後どのような研究が必要であるかということを中心に、項目別の概括的な考察を行なうことにする。

### 1. 個葉の光合成機能

個葉の光合成機能と気象要素との関係は、6.12図に示されたように、気象と個体群の物質生産あるいは生長との関係において基本的に重要な役割を果たしている。個葉の光合成機能と環境条件との関係は、通常は実験室内の制御環境条件下においてガス収支法（同化箱法）によって測定されている。このように人為的に作出された環境は自然環境とは大きく異なるものであって、測定時の環境条件如何によっては自然界の実態とはかけ離れたような測定データを与えることがあり得る。モデル化とシミュレーションはこのような生理実験で得られるデータが、圃場での実際の現象に照らして妥当なものか否かをチェックする機能をもっている。例えばヒマワリの個葉の光合成能に関しては、Hiroi and Monsi (1966)<sup>66)</sup> の約  $25 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ hr}^{-1}$  から Warren Wilson (1966)<sup>275)</sup> の  $50 \sim 65 \text{ mg CO}_2$

$\text{dm}^{-2} \text{hr}^{-1}$  にいたる種々の測定データが報告されている。<sup>82), 63), 74), 171)</sup> 本シミュレーションによってヒマワリの生長をモデル的に説明するためには個葉の光合成能には約  $48 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ hr}^{-1}$  と、他の  $\text{C}_3$  作物について知られている値よりもかなり大きい値が必要であることがわかった。同様なことは水稻について Iwaki (1975)<sup>105)</sup> も指摘している。

同化箱法等の生理実験によって得られる作物の個葉の光合成能は実際の値より低く現われることが多い。これは第 I 章で示されたように、同化箱内で気流の攪拌が不十分のために葉面境界層の抵抗が自然界では起こり得ないほどに大きくなっていたり、葉温と気温の差が異常に大であったり、あるいは葉一空気間の水蒸気飽差が大きくて気孔が十分に開いていなかったりすることによるためと考えられる。以上のことから、生理実験的方法によって作物の個葉の光合成機能を測定する場合、葉温や葉面境界層および気孔の抵抗も同時に測定して、それらがどのような値になっていたかを明らかにしておくことの必要性を指摘したい。以上のような点を十分に考慮した室内実験から得られる作物の個葉の光合成機能の測定値は、実際の圃場の乾物生産に照らして妥当なものであることが第 VI 章の生長のシミュレーションより明らかになった。

作物の葉の光合成機能と環境条件との関係において葉齢の問題が常に介在する。第 I 章に述べたように、葉齢と葉の光合成能との関係は葉が生育した環境条件によって大きく異なり、ポット栽培のような孤立個体の場合と個体群の場合では葉の光合成能の持続期間は大きく異なっている。葉が生育した気象環境との関係において、個葉の光合成能と葉齢との関係をモデル的にとらえることは現時点では実験データが少なく非常に困難である。しかし第 IV 章の群落微気象と個体群の光合成との関係 (4.4 図と 4.5 図) のモデルシミュレーションによって予測されたように、葉の発育過程において光合成能が最も高まる時期の葉は、群落内においてその能力が十分に発揮できるような光環境等の微気象条件下に常に位置するため、個体群全体の光合成のほとんどがこのような活動中心葉によって担われていると考えられる。このことから個体群全体の物質生産を問題にする場合、葉齢にともなう光合成能の変化はそれほど重要な要因ではなく、光合成能力が最高値に達するような時期の葉の光合成機能が重要な要因となっていると考えられる。気象の経過からヒマワリ個体群の生長のシミュレーションを行なうモデル SUNGRS はこのような考え方に立って組立られたものである。SUNGRS によるヒマワリ個体群の栄養生長期の生長のシミュレーション結果が実測値に比較して妥当なものであることから、個葉の光合成能と葉齢の問題に関しての以上の仮説は実際の現象に照らして妥当であると考えられる。

本モデルでは考慮されていないが個葉の光合成機能と気象要素との関係において重要な問題として、光合成機能の気象条件への適応の問題がある。すなわち作物の葉の光合成機能と環境条件との関係は葉が生育したときの光環境(村田<sup>164)</sup>, Björkman and Holmgren<sup>14)</sup>, 玖村<sup>123)</sup>) や温度条件 (Raschke,<sup>180)</sup> Ludlow and Wilson<sup>133)</sup>) 等の前歴によって大きく影響されることが明らかになっている。このような適応現象を生じさせたり消滅させたりする環境条件の持続時間について、上に示されている文献データについて検討したところ温度については極端な低温あるいは高温条件が15時間程度 (Ludlow and Wilson<sup>133)</sup>)、光については強光あるいは弱光条件が数日から1週間程度継続して続くことが必要であるようである。

一方気象の経過からヒマワリの生長をシミュレートする SUNGRS では以上のような光

合成機能の環境適応性は考慮されていないにもかかわらず，シミュレーション結果は遮光処理も含めた気象条件の大きく異なるヒマワリ個体群の実際の栄養生長をよく説明することが示された。これはヒマワリの栽培された東京の夏期の気温が全体的に好適に経過したこと，そして低温と高温あるいは寡照と多照が適応的变化をひき起すに必要な周期より短い周期で繰り返えされたことによるものと思われる。以上のように通常の気象条件下においては葉の光合成機能の気象環境適応の問題は，個体群の生長に対してそれほど大きな影響を及ぼしているとは考えられない。

しかし北海道や東北地方の冷害年のように低温あるいは低温寡照が数日から1週間以上も続く場合には，このような気象条件に遭遇した作物の葉の光合成機能は本論文の第I章に示されたものとは相当に異なったものになっていると考えられる。本論文において提出されたモデルがこのような異常気象条件下の作物の生物動態の予測にも十分適用できるようにするには，作物の光合成機能に及ぼす気象の前歴の効果や適応の問題に関しての実験的な研究の積み重ねが必要である。

## 2. 群落構造および群落微気象と光合成

作物が個体群として集団で存在するとき，その構造と生理機能を通じて群落微気象という独特の気象環境を形成する。群落内の微気象環境が外界には大きく異なったものであることは Geiger (1950)<sup>49)</sup> 以来，多くの研究者<sup>192), 206), 209), 233), 239)</sup>によって調べられている。このような微気象環境は当然作物個体群の光合成に大きな影響を及ぼしていると考えられる。

本論文の第IV章では，群落の幾何学的構造との関連において，作物の個葉の光合成，蒸散機能が群落の微気象の形成にどのように関与しているか，そして個葉の光合成，蒸散機能は逆に群落微気象によってどのように影響されているか，いわゆる群落微気象と葉の生理機能の相互依存的な関係がモデル的に調べられた。その結果，群落上の気象条件，群落の幾何学的構造および葉の生理機能に応じて多様な群落微気象環境が形成されることが明らかにされた。しかし，土壤水分が好適に保たれている限り群落の物質生産に対して支配的に大きな影響を及ぼしている要因は Monsi und Saeki (1953)<sup>155)</sup> が指摘したように日射条件と群落構造によって決定される群落内の光エネルギー分布であり，ついで葉温であることが明らかになった。これに対して湿度や風速あるいは群落内の炭酸ガス濃度の分布の光合成に及ぼす直接的な影響はきわめて小さく，それらの多くは葉温変化を通じて間接的に光合成に影響を及ぼしていることが示された。この点がII章で示された孤立した個葉の場合と群落とで大きく異なる点である。孤立した個葉の場合に反して群落では湿度や風速の影響が小さく現われた原因として，群落内では光合成は光エネルギーの供給が制限要因となっていて他の要因の影響は相対的に小さくなること，および作物の葉は蒸散によって外界の湿度の変化を緩和するような湿度環境を群落内に形成することによるものである。

本論文では土壤水分が好適に保たれているかぎり，通常の気象条件下で作物個体群の光合成を決定的に支配している要因は光要因と葉温であるという考え方に立って，気象条件とヒマワリの生長との関係のシミュレーションを行なうモデル SUNGRS が導かれた。SUNGRS によるシミュレーション結果が実際の現象をかなりよく説明できることから，

このような考え方もおおむね妥当と判断できる。

SUNGRS では、第 IV 章の群落微気象モデルによって予測された、群落の平均葉温と葉面積指数、日射強度、大気飽差および風速との関係がテーブル関数の形にまとめられて組み込まれている。SUNGRS に組み込まれている群落の平均葉温と気象条件との関係が実際の現象に照らして妥当なものであるか否かは確かめられていない。しかし葉温に密接に関係している蒸散について、モデルによる予測値と Tomar and O'toole (1979)<sup>231)</sup> の実測データとがほぼ一致することから、モデルによって予測された葉温も実際の現象をそれほど逸脱していないと考えられる。

外界の気象条件と作物の繁茂度との関連において作物個体群の葉温を簡略に推定する方法を確立することが、物質生産との関連で今後なされなければならない微細気象学の最も重要な研究課題であることを指摘したい。

### 3. 作物の発育ステージと光合成産物の分配

気象の経過からヒマワリの生長をシミュレートする SUNGRS では de Wit ら (1970)<sup>260)</sup> のモデルと同様に時々刻々の気温からヒマワリの発育速度を与え、その発育速度を積分して発育ステージが与えられるようにモデル化されている。これは作物の開花等の生育相の転換が積算温度によって決まるという考え方に基づいてている。作物の作期や栽培される緯度が大きく異ならないかぎり、これでよいと思われるが、一般には作物の発育ステージは気温と日長条件によって決まる。このことから作物の発育ステージは気温のみならず日長条件とも関係づけて表わす方がより一般的であると考えられる。作物の発育ステージをこのように一般化してモデル化するためには、細井 (1979)<sup>83)</sup> によって行なわれているような作物の種あるいは品種について、播種から開花、結実にいたる間の生育相の転換が気温、日長条件とどのような定量的関係にあるかについての実験的な研究の積み重ねが必要である。

光合成産物の各器官への分配パターンはその後の作物の拡大再生産や経済的な収量の大小を決定する要因であって、分配パターンが気象環境条件によってどのように影響されるかを明らかにすることは、気象と作物の生長をモデル的に取り扱う場合の最も重要な要因の一つである。光合成産物が気象環境条件との関連においてどのようなパターンで各器官に分配されるかを実験的に調べるには、森脇 (1971)<sup>160)</sup> によってなされたようなラジオアイソトープを使用する方法がある。この方法は数日から一週間程度の短時間の現象の解明には適しているが、作物の生育の一生の分配パターンの測定には、精度は劣ると思われるが、本研究において用いられたような器官別の乾物生長から逆算して求めざるを得ないと考えられる。

ヒマワリの生長シミュレーションモデル SUNGRS では以上のようにして求められた同化産物の分配率がヒマワリの発育ステージのみの関数として組み込まれている。すなわち環境条件は作物の発育速度を通じて間接的に同化産物の分配率パターンに影響を及ぼすが、同一発育ステージでは環境条件の分配パターンに及ぼす影響は無視してモデル化されている。このような分配パターンモデル化の方法は、ラジオアイソトープを用いての実験から同化産物の分配パターンが環境条件によって相当程度影響されるとする生理実験の結果<sup>160)</sup> に照らして妥当な方法とは言い難いようである。しかし以上のような生理実験は自

自然界においては起こり得ないような極端な環境条件を継続して与えて得られた結果であることを考慮しなければならない。一方，作物が実際に栽培されるような環境条件下で生長にともなう乾物重の変化から求められた同化産物の分配パターンはかなり広い環境条件の範囲において環境条件にはほとんど影響されないことが，Monsi and Murata(1970)<sup>156)</sup> および Evans(1972)<sup>38)</sup>によって報告されている。すなわち Evans(1972)<sup>38)</sup>はツリフネソウ科の植物 *Impatiens Parviflora* を人工気象室および屋外圃場の気温，湿度，日長および日射強度が大きく異なる条件下に栽培して，葉の重さと植物体の全重との関係を調べて，それは環境条件によってほとんど影響されないことを示した。一方，Monsi and Murata(1970)<sup>156)</sup>は気象条件の大きく異なる日本各地の試験場に栽培された水稻の同化産物の分配パターンは，出穂期が等しくなるように座標軸をとると，非常に類似していることを示した。

本論文の SUNGRS では，同化産物の分配パターンは以上のようなマクロな生態レベルでの測定結果に基づいてモデル化されている。

同化産物の分配パターンを生理的な仮説にもとづいてモデル的に説明しようとする試みが Brouwer and de Wit(1969)<sup>20)</sup> および Thornley(1972)<sup>227)</sup>によってなされているが，現時点では生態レベルでの実際の現象を満足できる精度で説明できるところまでには至っていないように思われる。しかしこのようなモデル化の方法こそが同化産物の分配パターンを作物の生理学的諸過程との関連でより深く理解するための有効な方法であると考えられる。作物の物質生産に関する知見をその生長や生活現象に結びつけるためには，環境条件と同化産物の分配パターンに関する実験的，理論的な研究が今後の極めて重要な研究分野であることを指摘したい。SUNGRS において用いられている同化産物の分配パターンの経験的なモデル化の方法はこのような研究によって十分に生理学的な裏づけをもったモデルが開発されるまでの間の過渡的なものにすぎない。

#### 4. 葉面積の生長

葉面積の生長は 6.12 図に示めされたように，個体群の乾物重の初期生長には支配的に大きな影響を及ぼす。これは生育初期においては，葉面積の生長は乾物重の生長の正のフィードバック要因となるからである。ところが作物の生長のシミュレーションモデルにおいて，モデル化の最も困難な過程はこの葉面積の生長である。これまでに開発されている作物の生長のシミュレーションモデルのほとんどにおいて (de Wit ら<sup>266)</sup>，Fick ら<sup>39)</sup>，Iwaki<sup>105)</sup>，van Keulen<sup>249)</sup>，葉面積の生長はシミュレーションによって求められた葉重に比葉面積  $SPLA$  を乗じて求められている。しかし  $SPLA$  はヒマワリについての本実験の結果 (6.3 図) でも，またすでに多くの作物について指摘されているように (Hughes and Evans<sup>84)</sup>，Horie ら<sup>82)</sup>，作物の生育ステージや環境条件なかんずく日射条件によって大きく変化する。このことからヒマワリの生長のシミュレーションモデル SUNGRS では  $SPLA$  には実験データがそのまま用いられている。

以上のように  $SPLA$  が環境条件によって大きく変化する，および Blackman and Wilson(1951)<sup>15)</sup>らの生長解析の研究から明らかになっているように，純同化率  $NAR$  と葉面積比  $LAR$  とは日射条件に対して補償的に反応することから，葉面積の生長と葉重の生長とを直接的に結びつけて解析する方法には自づと限界があるように思われる。葉面積お

よび葉重の生長はともに生長の基質が供給されてはじめて可能であり、両者は完全には独立しているとは言えないが、以上に示したように両者は環境条件に対して異なった応答を示すことから、現時点では各々を独立の過程として分離して考えた方が発展性があるように思われる。すなわち葉面積の生長と葉重の生長とはそれぞれ形態学と生理学という異なった学問分野で研究されており、両分野での研究が進んだ今日においても、作物の形態形成を生理学的に説明することはきわめて困難であると考えられるからである。

作物の葉面積の生長等の形態形成には環境条件にかかわらずきわめて安定した規則性はいくつか存在することが明らかになっている。すなわち片山(1952)<sup>113)</sup>によって示されたような稲、麦における出葉と分げつ順位の規則性、Erickson and Michelini(1957)<sup>37)</sup>や Maksymowych (1959)<sup>134)</sup>らによって示されたようなプラストクロン指数と葉形態形成に関与している細胞分裂や肥大との関係の規則性、Newton(1963)<sup>168)</sup>および Bensink (1971)<sup>12)</sup>らによって示されたような一定の環境条件下ではプラストクロンも一定の速度で増加するという事実、そして Milthorpe and Newton (1963)<sup>150)</sup>らによって明らかにされたような、最終葉面積は葉発育過程の初期の段階で決定される細胞数によって主として支配されるということ、などである。さらに Kurinara ら (1978)<sup>124)</sup>が指摘しているような、植物単位としてみた場合の作物の形態的規則性、そして Horie ら (1979)<sup>82)</sup>によって示されたような、同一個体上で同時に生長している各々の葉の相対生長率の間には環境条件にかかわらず直線関係が存在すること等も挙げることができる。作物の形態形成にみられるこのような規則性をもととして葉形態形成に関する研究がさらに発展すれば、現在最もモデル化の困難な作物個体群の葉面積の生長を数少ないパラメータでもってモデル的に取り扱うことも可能となってくると考えられる。このような形態形成に関する研究の発展によって作物の物質生産と生長現象とをより有機的に結合させて理解することが可能になると考えられる。

## 5. 土壌水分および肥料条件

本研究では、土壌水分や肥料条件はいずれも適正に管理されていて生長の阻害要因とはならないことを前提にして、気象と作物の生長との関係がモデル化されている。実際の作物栽培は気象条件に応じて施肥量を加減したり、あるいは土壌水分を調節したりして生長の制御がなされている。このように肥料条件あるいは場合によっては土壌水分は栽培者によって制御が可能な要因である。栽培の実際場面において有益なモデルとはこのような手段を通じて人為的な作物生長の制御を行なおうとする場合、それがその後の生長にどのような影響を及ぼすかについての事前評価ができるものである必要がある。本論文のモデルをさらに発展させて、このような実際の栽培に対して有益な情報が与えられるようなものにするためには、土壌水分と肥料要因は欠くことのできないモデルの構成要因となる。

このうち肥料とくにチッ素レベルは主として個葉の光合成能(村田<sup>164)</sup>、津野<sup>235)</sup>)と葉面積の拡大(Milthorpe and Newton<sup>150)</sup>、Holiday<sup>69)</sup>)を通じて物質生産に関与する要因であると考えられている。一方、土壌水分は、気孔の抵抗を介して光合成に関与する(Boyer<sup>16)</sup>、Turner<sup>237)</sup>)のみならず、光合成産物の分配率(Brouwer and de Wit<sup>20)</sup>、Furuhata and Monsi<sup>43)</sup>)や葉面積の生長(Pieters<sup>177)</sup>、Holiday<sup>69)</sup>)を通じて作物の生長に大きな影響を及ぼす要因とされている。van Keulen(1975)<sup>249)</sup>は肥料と土壌水分の以上のような物質生産

にかかわる生理作用に着目した作物生長のモデルを提出している。本論文において提出された気象の経過から作物の生長動態を説明，予測するためのモデルの将来の発展方向として，土壤水分や肥料条件をも包括するようなものにしていく必要があると考えている。

以上きわめて概括的ではあるが，本論文において提出された，気象と作物の生長動態との関係のシミュレーションモデルについて，モデルに組み込まれている生理，生態的あるいは物理学的な諸過程について考察を行ない，モデルをさらに発展させて気象の経過から生長の予測が実用上満足できる精度で行なえるようにするために今後なされなければならない研究上の問題点についての検討が行なわれた。

以上のことから明らかなように，モデル化とは異なる分野における個別的な研究成果のより大きなシステム（この場合気象と作物の生長との関係）の理解にむけての体系化，総合化であり，シミュレーションとはこのようにモデル化されたものが実際の現象に照らして妥当なものであるか否かの検証である。またモデル化とシミュレーションによって個別的な研究分野に属する諸過程がより大きなシステムとどのようにかかわっているか，あるいはシステム全体を理解する上で不完全であったり，欠除している要因や素過程がなにかが明確になってくる。このようにモデル化およびシミュレーションと個別分野における解析的な研究が相互に依存し合って発展することによって気象と作物の生長，生産との関係をより作物の本質に根ざして，定量的に把握することが可能になってくるものと考ええる。本研究はそのような方向への第一歩である。

## VIII 本論文の要約と結論

本研究は気象と作物の生長との関係に関与する生理・生態学的および物理学的な諸過程をモデル化して積上げて，気象の経過から作物個体群の生長動態を説明，予測できるようなモデルを開発する目的で行なわれたものである。このために水稻，ヒマワリあるいはキュウリを対象にして，個葉の光合成，蒸散機能から出発して，個体群の光合成と蒸散，そして光合成産物の各器官への分配と物質変換を経て生長に到る過程が，気象環境との関連において実験的に調べられ，モデル化された。それらについては本論文の第Ⅰ章から第Ⅵ章までと総合考察において説明されているが，各章で対象とされた研究の概要はつぎのようである。

第Ⅰ章では葉の光合成能に及ぼす葉齢の影響，そして個葉の光合成と蒸散作用に及ぼす風速，光強度および温・湿度の影響が葉内外のガス拡散抵抗との関連において実験的に明らかにされた。第Ⅱ章では，第Ⅰ章で明らかにされた気象要素と葉内外のガス拡散抵抗との関係を葉面の熱収支式と炭酸ガス輸送式に組み込んで，複合的な気象環境条件と個葉の葉温および光合成，蒸散作用との関係のモデルシミュレーションが行なわれた。第Ⅲ章では，日射の各成分間の相互関係や群落の幾何学的構造の測定が行なわれ，それらに基づいて作物個体群の葉群光合成と日射および群落構造との関係が数値計算によって解析された。第Ⅳ章では，前3章において明らかにされたことに基づいて，作物個体群の群落微気象と光合成，蒸散作用との間の相互依存的な関係を説明，予測するためのモデルを導き数値シミュレーションによってその基本的な関係が明らかにされた。第Ⅴ章では水稻とヒマワリの生長呼吸と維持呼吸が実験的に推定された。第Ⅵ章では，前5章で明らかにさ

れたことに加えて、ヒマワリについての同化産物の各器官への分配や比葉面積の変化のパターン等の測定結果に基づいて、気象の経過からヒマワリ個体群の生長を説明、予測するモデルが導かれ、モデルによるシミュレーションの結果が実測値との比較において検討された。さらに総合考察では、本研究において開発されたモデルをさらに発展させて、気象の経過から作物個体群の生育・収量の動態予測が実用上満足できる精度で行なえるようにする上で、今後なされなければならない研究上の問題点が論じられた。

以上の各章で得られた主要な研究結果については、それぞれの章においてすでに要約されているので、ここでは本研究全体を通じて得られたいくつかの結論的なことについて列挙する。

1. 作物個葉の光合成能は葉齢によって大きく変化する。また個葉の光合成能の持続期間は葉の生育する環境条件によって著しく影響され、ヒマワリのポット植えの孤立個体とその群落では個葉の光合成能の持続期間は後者が前者の約半分ないしそれ以下になることがみられた。このため群落下層の葉の光合成能は上層のそれよりも著るしく劣った。これは主として群落条件下では葉の相互遮蔽によって下層葉は光不足となって、その光合成機能を維持するに足る光合成が行なわれない結果として生じたものと考えられた。このことから群落内の葉の光合成能の垂直分布は群落全体の光合成に対して直接的にはほとんど影響せず、群落全体の光合成は上層から中層にかけての、葉の発育過程において光合成能が最高値に達する時期前後のいわゆる活動中心葉によって主として担われていることが明らかになった。以上のことから群落全体の光合成との関連で個葉の光合成作用を調べる場合、活動中心葉を対象にするのが最も妥当であることが指摘された。

2. 作物の個葉の光合成、蒸散反応を葉周辺空気と葉との間の二酸化炭素あるいは水蒸気の交換としてとらえたとき、その過程に関与する葉面境界層  $r_a$ 、気孔  $r_s$ 、そして葉肉  $r_m$  の各抵抗に及ぼす土壌水分以外の主要な気象要素はつぎのようである。すなわち  $r_a$  は風速によって第一義的に支配され、 $r_s$  は光強度に最も強く影響され、ついで葉温と葉-空気間の水蒸気飽差の影響を強く受ける、一方  $r_m$  は主として光強度と葉温に支配される。また、蒸散は主として  $r_s$  に、そして光合成は主として  $r_m$  によって律速される。

3. 作物の個葉の光合成、蒸散反応と気象環境との関係は多様である。すなわち光-光合成関係は一般的には飽和型の曲線となるが、気温が低いときには不飽和型に近くなりまた気温が高く湿度が低いときには最適値型にもなり得ること。また気温が高いときには光合成と蒸散はともに風速が増すにつれて高まるが、気温が低いと風速によって逆に減少すること。さらにすべての気温条件下とも光合成は湿度の低下につれて減少することなどが明らかにされた。作物の個葉の光合成と蒸散のこのように多数な環境反応は主としてつぎの二つのことから生じている。第1に他の環境条件を一定に保って単一の気象要素のみを変化させても、それによって葉温や葉-空気間の水蒸気飽差が不可避的に変化して、気孔や葉肉抵抗がその影響を受けること。第2に個葉の光合成と蒸散反応に関与する  $r_a$ 、 $r_s$ 、 $r_m$  の各抵抗の環境に対する反応が同一でなく、条件によっては逆方向にも反応すること。以上のような作物の個葉の多様な光合成、蒸散の環境反応に対して、本論文において提出されたモデルは一定の論理的な説明と予測を行ない得ることが示された。

4. 葉面積指数が大きくかつ日射が強いときには、水稻のような垂直葉型群落の光合成はヒマワリや大豆のような水平葉型群落のそれを上まわり、その逆の場合には水平葉型群



落の方が垂直葉型群落よりも光合成は高くなる。また同一日射強度下であっても，全短波放射に占める散乱放射の割合が高いほど，群落光合成は群落構造の違いにかかわらず最大30%程度高まることがモデルより予測された。これは散乱放射の割合が高くなるほど群落内の光エネルギーの分布がより均一に近づくことと，全短波放射に占める光合成有効放射の割合が高まることの両者の相乗的な効果によるものである。

5. 作物が群落として集団で存在するときには，その構造と生理機能によって，外部気象環境に応じた多様な群落微気象環境が形成される。このために群落の光合成と蒸散の環境反応も多様になるとともに，孤立した個葉の場合とはかなり異なったものとなる。すなわち群落の光合成および蒸散作用は気温が高いときには風速によって促進されるが，気温が低いと逆に風速によって抑制されること。個葉の光合成の温度反応にはヒマワリと水稻では大きな差異がみられないが，群落条件下ではヒマワリの方が水稻よりも低気温下での光合成が上まわること。さらに，群落光合成に対する湿度の影響は孤立した個葉ほどには強く現われないことなどが明らかになった。このような群落微気象および光合成，蒸散の多様な環境反応に対して，本論文において提出されたモデルは一定の論理的な説明と予測に十分利用できることがわかった。

6. 作物群落の光合成あるいは蒸散作用を群落を構成する個々の葉と群落上の気層との間の二酸化炭素あるいは水蒸気の交換としてとらえたとき，その過程に関与する群落内の気層 ( $r_b$ )，葉面境界層 ( $r_a$ )，気孔 ( $r_s$ ) そして葉肉 ( $r_M$ ) の各抵抗は，通常の気象条件下の中程度に繁った群落ではつぎのようなオーダーになる。 $r_b \sim 10^{-2} \sim 10^{-1}$ ， $r_a \sim 10^{-1}$ ， $r_s \sim 10^0 \sim 10^1$  そして  $r_M \sim 10^0 \sim \infty \text{ sec cm}^{-1}$ 。このように葉の生理作用に関係している  $r_s$  あるいは  $r_M$  の方が物質やエネルギーの物理的な拡散に関係している  $r_b$  や  $r_a$  よりも  $10^1$  ないしはそれ以上に大きい。土壌水分が好適に維持されているかぎり，群落条件下で  $r_s$  と  $r_M$  に最も強い影響を及ぼしている気象要因は光で，これに葉温が続く。このため通常の気象条件下での群落光合成は日射と葉温に関係している気象要因によって第一義的に支配され，湿度や風速あるいは群落内の  $\text{CO}_2$  濃度等の直接的な影響はきわめて小さく，それらの光合成への影響のかかなりの部分は葉温への影響を介して現われると考えられた。

7. 水稻において，日中の光合成が高いほど夜間の呼吸も高くなった。これは作物の呼吸が，光合成産物から作物体組織に転換されるときエネルギー消費と密接に関係しているためである。水稻とヒマワリの実験から推定し，また生長のシミュレーションによって検討して求めた光合成産物から作物体組織への転換効率の値は約0.75であった。一方，両作物の気温  $25^\circ\text{C}$  のときの維持呼吸率は  $0.01 \sim 0.015 \text{ (gCH}_2\text{O/g dry weight/day)}$  であった。また葉は他の器官よりも生長，維持呼吸ともかなり高かった。

8. ヒマワリは播種後の有効積算気温（日平均気温から  $5^\circ\text{C}$  差引いた値の積算値）が約  $1,300^\circ\text{C}$  に達すると開花期に達した。このことに基づいてヒマワリの時々刻々の发育ステージが気温の関数として表わされた。このようにして得られる发育ステージを横軸にとつて，ヒマワリの各器官への同化産物の分配パターンを表わすと，それは環境条件によってそれほど大きくは異ならないことがわかった。

9. 以上の結果ならびにヒマワリの比葉面積の測定データを用いて，気象の経過からヒマワリ個体群の生長動態を説明，予測するモデルが導かれた。モデルによって実際のヒマワリの乾物重の生長を説明するためには，個葉の光合成能の値に  $48 \text{ mgCO}_2/\text{dm}^2/\text{hr}$  と，

他の  $C_3$  作物について知られているよりもかなり高い値が必要であった。このモデルによって、気象条件や栽培方法の異なるヒマワリ個体群の栄養生長期の生長はかなりよく説明できるが、生殖生長期に入るとシミュレーション値は生長の実測値を下まわる傾向にあることがわかった。

10. ヒマワリの全生育期間を通じて生長に対する影響度の最も高い要因は個葉の光—光合成曲線の立上りの角度であり、光合成産物の転換効率がこれにつづき、以下光合成の光飽和値に関係しているパラメータそして日積算日射量の順であった。これらはいずれもシステムの入力に関係しているものであることから、通常の気象条件下での作物の生長は基本的には入力の大きさに支配されると考えられる。これに対して葉の傾斜角や呼吸の温度係数等は生長に対する影響度の非常に低い要因であった。一方各器官の維持呼吸率や気温は生育後期になるとその影響が強くなる要因であるのに対して、葉面積の生長に関係している比葉面積や同化産物の葉への分配率は初期生育には大きな影響を及ぼすが、後期の生長にはほとんど影響しないか、あるいは負に作用する要因であることがわかった。

11. 本研究において開発されたモデルをさらに発展させて、気象の経過から作物の生育、収量の動態予測が実用上満上できる精度で行なえるようにするために、今後必要な主な研究上の問題点はつぎの5点である。第1に作物の光合成機能に及ぼす気象の前歴の影響ないしは適応現象の解析とそのモデル化、第2に生殖生長期の作物の乾物収支状態の測定と解析、第3に葉面積の生長と環境との関係の解析とモデル化、第4に光合成産物の各器官への分配と環境との関係の測定、解析およびモデル化、第5に土壤水分や肥料条件の生長への影響のモデル化、である。

## 引用文献

- 1) 阿部玄三, 1969. やませ風地帯における水稻生育に関する農業気象学的研究. 青森農試研報, No. 14, 39-138.
- 2) 秋田重誠, 1980. 作物の光合成, 光呼吸の種間差. 第II報. 光合成, 光呼吸および物質生産の炭酸ガス濃度に対する反応の種間差. 農技研報告, D 31, 60-94.
- 3) Akita, S., Murata, Y. and Miyasaka, A., 1968. On light-photosynthesis curves of rice leaves. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan*, 37, 680-84.
- 4) Anderson, M. C., 1970. Radiation climate, crop architecture and photosynthesis. In: *Proc. of the IBP/PP technical meeting Trebon* (1969), 71-78. PUDOC, Wageningen.
- 5) Anderson, M. C., 1971. Radiation and Crop structure In: *Photosynthesis, Production, Manual of Methods* (ed. by Sesták, Z.) pp. 412-467; PUCOC, Wageningen.
- 6) 朝倉 正, 1970. 日本の気候変動と大気の熱冷源の研究 I, II, III. 気象研究ノート, 105, 13-55.
- 7) Aston, M. J., 1976. Variation of stomatal diffusive resistance with ambient humidity in sunflower (*Helianthus annuus*). *Aust. J. Plant Physiol.*, 3, 489-501.
- 8) Baker, D. N., Lambert, J. R. and Jenkins, J. N. 1978. Cotton. In: *Impact of Climatic Change on the Biosphere* (ed. A. J. Inobecker) CIAP, part 2 chapter 4, 4-147-163.
- 9) Barlow, E. W. R., Boersma, L. and Young, J. L., 1977. Photosynthesis, transpiration and leaf elongation in corn seedlings at suboptimal soil temperatures. *Agron. J.*, 69, 95-100.
- 10) Barrs, H. D., 1973. Controlled environment studies of the effects of variable atmospheric water stress on photosynthesis, transpiration and water status of *Zea Mays L.* and other species. In: *Plant response to climatic factor* (Proc. Uppsala Symp. 1970), pp. 249-58, Slatyer, R. O. ed., Paris, UNESCO.
- 11) Begg, J. E., Bierhuizen, J. F., Lemon, E. R., Misra, D., Slatyer, P. O. and Stern, W. R., 1964. Diurnal energy and water exchanges in bulrush millet. *Agric. Meteor.* 1, 294-312
- 12) Bensink, J. 1971. On morphogenesis of lettuce leaves in relation to light and temperature.

- Meded. Landbouwhogeschool*, **71-15**, 1-93.
- 13) Björkman, O. 1968. Carboxydismutase activity in shade-adapted and sun-adapted species of higher plants. *Physiologia Plantarum*, **21**, 1-10.
  - 14) Björkman, O. and Holmgren, P. 1963. Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotype from exposed and shaded habitats. *Physiologia Plantarum*, **16**, 889-914.
  - 15) Blackman, G. E., and Wilson, G. L., 1951. Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment. III. An analysis of the differential effect of light intensity on net assimilation rate, leaf area ratio and relative growth rate of different species. *Ann. Bot.*, **15**, 373-408.
  - 16) Boyer, J. S., 1970. Differing sensitivity of photosynthesis to low leaf water potentials in corn and soybean *Plant Physiol.*, **46**, 236-239.
  - 17) Boysen Jensen, P. 1932. Die stoffproduktion der Pflanzen. Jena., pp. 1-108.
  - 18) Brix, H., 1962. The effect of water stress on the rate of photosynthesis and respiration in tomato plants and loblolly pine seedlings. *Physiol. Plantarum*, **15**, 10-20.
  - 19) Brougham, 1958. Interception of light with foliage of pure and mixed stands of pasture plant. *Aust. J. Agric. Res.*, **9**, 39-52.
  - 20) Brouwer, R., and Wit, C. T. de, 1969. A simulation model of plant with special attention to root growth and its consequences. In: *Root Growth* (ed. by W. J. Whittington), pp. 224-244, London.
  - 21) Brun, W. A. and Cooper, R. L., 1969. Effect of Light intensity and carbon dioxide concentration on photosynthetic rate of soybean. *Crop Sci.*, **7**, 451-456.
  - 22) Budyko, M. I., 1974. 気候の変化 (内嶋善兵衛, 岩切敏訳). 日本イリゲーションクラブ (1976) pp. 287.
  - 23) Challa, H., 1976. An analysis of the diurnal course of growth, carbon dioxide exchange and carbohydrate reserve content of cucumber. *Agricultural Research Report* No. 861, 88 pp. PUDOC, Wageningen.
  - 24) Chartier, P., Chartier, M., and Čatský, J., 1970. Resistances for carbon dioxide diffusion and for carboxylation as factors in bean leaf photosynthesis. *Photosynthetica*, **4**, 48-57.
  - 25) Chartier, P. and Prioul, J. L., 1976. The effect of irradiance, carbon dioxide and oxygen on the net photosynthetic rate of the leaf: a mechanistic model. *Photosynthetica*, **10**, 20-24.
  - 26) 大後美保, 1945. 日本作物気象の研究, 1-655, 朝倉書店.
  - 27) Davies, 1977. Stomatal response to water and light in plants grown in controlled environments and in the field. *Crop. Sci.*, **17**, 735-740.
  - 28) Dornhott, G. M. and Shibles, R. M., 1970. Varietal difference in net photosynthesis of soybean leaves. *Crop. Sci.*, **10**, 42-45.
  - 29) Drake, B. G., Rashke, K., and Salisbury, F. B., 1970. Temperatures and transpiration resistances of *Xanthium* leaves as affected by air temperature, humidity, and wind speed, *Plant Physiol.*, **46**, 324-330.
  - 30) Duncan, W. G., Loomis, R. S., Williams, W. A. and Hanau, R., 1967. A model for simulating photosynthesis in plant communities. *Hilgardia*, 181-205.
  - 31) Eastin, J. A., 1970. C-14 labeled photosynthate export from fully expanded corn (*Zea mays* L.) leaf blade. *Crop Sci.*, **10**, 415-418.
  - 32) Eckardt, F. E. Hein, G., Methy, M., Sugier, B. and Sanvezon, R., 1971. *Oecol. plant.*, **6**, 51-100.
  - 33) Ehrler, W. L., Nakayama, F. S. and van Bavel, C. H. M., 1965. Cyclic changes in water balance and transpiration of cotton leaves in a steady environment. *Physiol. Plant.*, **18**, 766-775.
  - 34) El-Sharkawy, W. Y. M. and Hesketh, J. D., 1965. Photosynthesis among species in relation to characteristics of leaf anatomy and CO<sub>2</sub> diffusion resistances. *Crop Sci.*, **5**, 517-521.
  - 35) Enoch, H. Z., and Sacks, J. M., 1978. An empirical model of CO<sub>2</sub> exchange of a C<sub>3</sub> plant in relation to light, CO<sub>2</sub> concentration and temperature. *Photosynthetica*, **12**, 150-157.
  - 36) 榎本中衛・人見芳夫., 1942. 低温処理の水稻生育に対する影響について (第2報) 1,2. 農業及園芸, **17**, 1229-1234, および 1365-1372.

- 37) Erickson, R. O. and Michelini, F. J., 1957. The plastochron index. *Amer. J. Bot.*, **44**, 297-305.
- 38) Evans, G. C., 1972. *The quantitative analysis of plant growth*, pp. 302-305. William Clowes and Sons Limited, London.
- 39) Fick, G. W., Williams, W. A., and Loomis, R. S., 1973. Computer simulation of dry matter distribution during sugar beet growth. *Crop sci.*, **13**, 413-417.
- 40) Forrester, J. W., 1961. *Industrial dynamics*. MIT. Press Cambridge, Mass..
- 41) Frank, A. B., and Barker, R. E., 1976. Rates of photosynthesis and transpiration and diffusive resistance of six grasses grown under controlled conditions. *Agron. J.*, **68**, 487-490.
- 42) Fukai, S. and Loomis, R. S., 1976. Leaf display and light environment in row planted cotton communities. *Agric. Meteor.*, **17**, 353-379.
- 43) Furuhashi, I., and Monsi, M., 1969. Response to soil moisture conditions of young soybean plant. *Rep. of 1968, JIBP/PP Photosynthesis Level III Group, Tokyo*, 50-55.
- 44) Gaastra, P., 1959. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. *Meded. Landbouwhogeschool, Wageningen*, **59**, 1-68.
- 45) Gaastra, P., 1963. Climatic control of photosynthesis and respiration. In: *Environmental control of plant growth*, ed. by L. T. Evance, 113-40. Academic Press, New York and London.
- 46) Gabrielsen, E. K., 1948. Influence of light of different wave lengths on photosynthesis in foliage leaves. *Physiol. Plantum*, **1**, 113-123.
- 47) Gates, D. M., 1965. Energy, plants and ecology. *Ecology*, **46**, 1-13.
- 48) Gates, D. M. and Papian, L. E., 1971. *Atlas of energy budgets of plant leaves*. Academic Press, New York.
- 49) Geiger, R., 1950. *Das Klima der bodennahen Luftschicht*, 3, Aufl. Braunschweig.
- 50) Goudriaan, J., 1977. *Crop Micrometeorology: a simulation study*. pp. 249. Pudoc, Wageningen
- 51) Goudriaan, J. and Waggoner, P. E., 1972. Simulation both aerial microclimate and soil temperature from observation above the foliar canopy. *Neth. J. Agric. Sci.*, **20**, 104-124.
- 52) Goudriaan, J. and van Laar, H. H., 1978. Relation between leaf resistance, CO<sub>2</sub> concentration and CO<sub>2</sub> assimilation in maize, beans, lalang grass and sunflower. *Photosynthetica*, **12**, 241-249.
- 53) Hall, A. E. and Kaufman, M. R., 1975. Regulation of water transport in the soil-plant-atmosphere continuum. In: *Ecological studies. Analysis and synthesis*. (ed. D. M. Gates and R. B. Schmerl), Vol. 12, pp. 187-202. (Springer-Verlag Berlin).
- 54) Hanyu, J., Uchijima, T. and Sugawara, S., 1966. Studies on the agro-climatological method for expressing the paddy rice products. I. *Bull. Tohoku National Agric. Exp. Stat.*, **34**, 27-36.
- 55) Hardwick, K., Wood, M. and Woolhouse, H. W., 1968. Photosynthesis and respiration in relation to leaf age in *Perilla frutescens* (L.). *Britt. New Phytol.*, **67**, 79-86.
- 56) 長谷川史郎, 奥田明男, 1974. C<sub>3</sub>植物とC<sub>4</sub>植物に関する農業気候学的研究 (1), C<sub>3</sub>作物とC<sub>4</sub>作物の栽培地の分布, 農業気象, **30**, 63-70.
- 57) 長谷川史郎, 1978. 台湾および韓国の気候と農業. 農業気象, **34**, 95-99.
- 58) 長谷場徹也, 1973. 蒸散に関する研究 (5), 蒸散に及ぼす日射量と気温の影響. 農業気象, **29**, 189-197.
- 59) 長谷場徹也, 1977. 比較的小さい面の強制対流水蒸気輸送係数. 農業気象, **33**, 75-79.
- 60) 長谷場徹也, 伊藤次郎, 1976. イネの葉面境界層における水蒸気輸送, 1. 農業気象, **32**, 137-144.
- 61) Hatch, M. D. and C. R. Slack, 1966. Photosynthesis by sugarcane leaves. A new reaction and the pathway of sugar formation. *Biochem. J.*, **101**, 103-111.
- 62) Haun, J. R., 1974. Prediction of spring wheat yields from temperature and precipitation data. *Agron. J.*, **66**, 405-409.
- 63) Hesketh, J. D. 1963. Limitation to photosynthesis responsible for differences among species *Crop Sci.*, **3**, 493-496.
- 64) Hesketh, J. D. and Moss, D. N., 1963. Variation in the response of photosynthesis to light. *Crop Sci.*, **3**, 107-110.

- 65) Hesketh, J. D., Baker, D. N. and Duncan, W. G., 1971. Simulation of growth and yield in cotton: Respiration and carbon balance. *Crop Sci.*, **11**, 349-398.
- 66) Hiroi, T. and Mousi, M., 1966. Dry-Matler economy of *Helianthus annuus* Communities grown at varying densities and light intensities. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sec. III*, **9**, Part 6-9, 241-85.
- 67) 広田 修, 武田友四郎, 1978. 数種作物の太陽光利用率に関する研究 第3報. 日作紀, **47**, 336-343.
- 68) Hodges, T. and Kanemasu, E. T., 1977. Modelling daily dry matter production of winter wheat. *Agron. J.*, **69**, 974-978.
- 69) Holliday, R. H., 1976. The efficiency of solar energy conversion by the whole crop. In: Food production and consumption: the efficiency of human food chains and nutrient cycles (ed. by Duckham et al.) pp. 127-145. North-Holland Publishing Company.
- 70) Holmgren, P., Jarvis, P. G., and Jarvis, M. S., 1965. Resistance to carbondioxide and water vapour transfer in leaves of different plant species. *Physiol. Plant.*, **18**, 557-73.
- 71) Holt, D. A. et al., 1975. Environmental physiology, modelling and simulation of alfalfa growth: I. Conceptual development of SIMED. *Res. Bull.* **907**, 1-26, Purdue Univ. Indiana.
- 72) Hopkinson, J. M., 1964. Studies on the expansion of the leaf surface. IV. The carbon and phosphorus economy of a leaf. *J. Exp. Bot.*, **15**, 125-37.
- 73) 堀江 武, 1966. トウモロコシ植被内の直達光照射葉面積の一推定法と若干の結果. 農業気象, **22**, 45-49.
- 74) Horie, T., 1968. Vertical distribution of photosynthetic intensity within a sunflower community. In: Monsi, M. ed., *Photosynthesis and utilization of solar energy, Level III experiments*. 85-90., Univ. Tokyo.
- 75) Horie, T. and Udagawa, T., 1971. Canopy photosynthesis of sunflower plants-its measurements and modeling-. *Bull. Nat. Inst. Agr. Sci. Japan, Ser. A*, No. 18: 1-56.
- 76) Horie, T., 1973. Photosynthesis and growth of plant canopy in relation to solar radiation climate. In: *Proc. International Congress, The Sun in the Service of Mankind*. V. 9, 1-10, UNESCO, Paris.
- 77) Horie, T., 1977. Simulation of sunflower growth I. Formulation and parametrization of dry matter production, leaf photosynthesis, respiration and partitioning of photosynthates. *Bull. Natl. Inst. Agric. Sci., Ser. A*, **24**, 45-70.
- 78) Horie, T., 1978. A simulation model for cucumber growth to form basis for managing the plant-environment system. *Acta Horticulturae*, **87**, 215-223.
- 79) Horie, T., 1978. Studies on photosynthesis and primary production of rice plants in relation to meteorological environments I. Gaseous diffusive resistances, photosynthesis and transpiration in the leaves as influenced by radiation intensity and wind speed. *J. Agr. Met., Tokyo*, **34**, 125-136.
- 80) Horie, T., 1979. *ibid*, II. Gaseous diffusive resistances, photosynthesis and transpiration in the leaves as influenced by atmospheric humidity, and air and soil temperatures. *J. Agr. Met., Tokyo*, **35**, 1-12.
- 81) Horie, T., 1980. *ibid*, III. A model for the simulation of net photosynthesis, transpiration and temperature of a leaf and a test of its validity. *J. Agr. Met., Tokyo*, **35**, 201-213.
- 82) Horie, T., Wit, C. T. de, Goudriaan, J. and Bensink, J., 1979. A formal template for the development of cucumber in its vegetative stage. *Proc. KNAW, Ser. C*, **82**, 433-479.
- 83) 細井徳夫, 1979. 気象要因による水稻生育の変動性に関する研究. III. 感温性, 感光性および基本栄養生長性と自然日長下における出穂の温度反応の関係. 育雑, **29**, 294-304.
- 84) Hughes, A. P., and Evans, G. C., 1962. Plant growth and aerial environment. II. Effect of light intensity on *Impatiens parviflora*. *New Phytol.*, **61**, 154-74.
- 85) IBM, 1972. *Continuous system modelling program III (CSMP III), program reference manual*, program number 5734-XS 9.
- 86) Impens, I., 1965. Experimentele studie van de thysische en Biologische Aspectera van de Transpiratie. *Rykslandbouwhogeschool, Gent*.
- 87) Inada, K., 1978. Spectral dependence of photosynthesis in crop plants. *Acta. Horitcul-*

- turaue, 87, 177-184.
- 88) 井上栄一, 1956. 穂波の研究 (3). 穂波上の乱流拡散現象. 農業気象, 11, 147-151.
  - 89) Inoue, E., 1963. On the turbulent structure of air flow within crop canopies. *J. Meteor. Soc. Japan.*, 41, 317-326.
  - 90) Inoue, K., 1974. Numerical Experiments of effects of advection on CO<sub>2</sub> environment and photosynthesis of crop fields. *Bull. Natl. Inst. Agric. Sci., Ser. A*, 21, 1-25.
  - 91) Inoue, K., Uchijima, Z., Horie, T. and Iwakiri, S., 1975. Studies of energy and gas exchange within crop canopies (10). *Agric. Meteor., Tokyo*, 31, 71-82.
  - 92) Inoue, K., and Uchijima, Z., 1979. Experimental study of microstructure of wind turbulence in rice and maize canopies. *Bull. Nat. Inst. Agric. Sci., Ser. A*, 26, 1-88.
  - 93) 伊藤綾子, 1969. 水稻群落の葉群の構造と直達光の透入について. 日作紀, 38, 355-363.
  - 94) 伊藤綾子・宇田川武俊, 1971. 作物群落の計量植物学的研究 (1) 大豆群落の幾何学的構造と直達光の透入. 農業気象, 26, 187-195.
  - 95) 伊藤代次郎, 長谷場徹也, 1975. 水稻の葉温と蒸散, 昭和50年度日本農業気象学会秋期大会講演要旨 pp. 14.
  - 96) 伊藤浩司, 1965. 甜菜の光合成に関する研究. 第1報 切断葉による単葉光合成の測定法について. 日作紀, 33, 482-486.
  - 97) 伊藤浩司, 1965. 同上, 第2報 葉位別光合成能力ならびに単葉の特性. 日作紀, 33, 487-491.
  - 98) 伊藤浩司, 1971. 個葉光合成の測定法. 戸刈義次監修「作物の光合成と物質生産」pp. 23-28, 養賢堂.
  - 99) 伊藤正, 1973. そ菜の生育・生理におよぼす炭酸ガス環境の影響. 千葉大学園芸学部特別報告 7, 1-134.
  - 100) 石原 邦, 西原武彦, 小倉忠治, 1971a. 水稻葉における気孔の開閉と環境条件との関係. 第1報. 日作紀, 40, 429-504.
  - 101) 石原 邦, 石田康幸, 小倉忠治, 1971b. 同上 第2報. 日作紀, 40, 505-512.
  - 102) Isobe, S., 1962. Preliminary studies on physical properties of plant communities. *Bull. Natl. Inst. Agric. Sci., Ser. A*, 19, 29-67.
  - 103) Isobe, S., 1969. Theory of the light distribution and photosynthesis in canopies of randomly dispersed foliage area. *Bull. Natl. Inst. Agric. Sci. Ser. A*, 16, 1-25.
  - 104) 磯田和男, 大野 豊, 1971. FORTRAN による数値計算ハンドブック. オーム社, pp. 421-427.
  - 105) Iwaki, H., 1975. Computer simulation of vegetative growth of rice plant. In: *JIBP synthesis Vol. 11* (ed. by Murata, Y.), pp. 105-121. Univ. of Tokyo Press.
  - 106) 岩切 敏, 稲山光男, 1974. 施設園芸作物の群落光合成に関する研究. (1) キュウリ群落の幾何学的構造と受光特性. 農業気象, 30, 1-9.
  - 107) 岩切 敏, 稲山光男, 1975. 同上 (4). キュウリ個葉の2, 3の光合成特性. 農業気象, 30, 161-166.
  - 108) Jarvis, P. G., 1971. The estimation of resistance to carbon dioxide transfer. In: *Prant photosynthetic production, manual of methods* (ed Sěsták, Z., Čatský, J., and Jarvis, P. G.), pp. 556-631. Dr. W. Junk, N. V. Publishers, The Hague.
  - 109) Jewiss, O. R. and Woledge, J., 1967. The effect of age on the rate of apparent photosynthesis in leaves of tall fescue (*Festuca arandinacea shreb.*) *Annals of Bot.*, 31, 661-671.
  - 110) Jolliffe, P. E. and Tregunna, E. B., 1968. Effect of temperature, CO<sub>2</sub> concentration and light intensity on oxygen inhibition of photosynthesis in wheat leaves. *Plant physiol.*, 43, 902-906.
  - 111) 蒸発散研究グループ, 1967. 水田の蒸発散・農業気象, 22, 149-157.
  - 112) Kallis, A. and Tooming, H., 1971. Estimation of the influence of leaf photosynthetic parameters, specific leaf weight and growth function on yield. *Photosynthetica*, 8, 91-103.
  - 113) 片山 佃, 1953. 稲・麦の分げつ研究. 養賢堂.
  - 114) 加藤一郎, 鴨田福也, 内藤文男, 谷口利策, 1966. 作物の水分消費特性に関する研究, 第4報. サトイモの蒸散および蒸発散について, 園学雑, 38, 60-67.
  - 115) 川嶋良一, 1969. 大豆の葉の調位運動に関する研究, 第1報. 調位運動と葉面受光. 日作紀, 38, 718-729.
  - 116) 岸田恭允, 1973. 耕地の放射エネルギー利用に関する農業気象学的研究 [6]. 九州農試報告,

- 17, No. 1, 7-79.
- 117) Kriedemann and Canterford, 1971. The photosynthetic activities of pear leaves (*Pyrus Communis* L.). *Aust. J. Biol. Sci.*, **24**, 197-205.
- 118) Kudo, K., 1975. Economic yield and climate. In: *JIBP Synthesis*, Vol. **11** (ed. by Y. Murata), Univ. Tokyo Press.
- 119) Kuiper, P. J. C., 1964. Dependence upon wave length of stomatal movement in epidermal tissue of *Senecio odoris*. *Plant Physiol.*, **39**, 952-955.
- 120) 玖村敦彦, 浪花 勲, 1965. 大豆の物質生産に関する研究. 第1報, 生育にともなう植物体の光合成能ならびに呼吸能の推移について, 日作紀, **33**, 467-472.
- 121) 玖村敦彦, 1965. 同上. 第2報, 大豆個体群の光合成に及ぼす光の強さの影響その1. 日作紀, **33**, 455-463.
- 122) 玖村敦彦, 1968. 同上第3報, 投射光中散光の占める割合と個体群光合成. 日作紀, **37**, 520-582.
- 123) 玖村敦彦, 1968. 同上. 第4報, 葉の發育時における光条件がその光合成特性に及ぼす影響. 日作紀, **37**, 583-588.
- 124) Kurihara, H., Kuroda, T. and Kinoshita, O., 1978. Morphological bases of shoot growth to estimate tuber yields with special reference to phytomer concept in potato plant. 日作紀, **47**, 690-698.
- 125) 黒岩澄雄, 1968. 植物群落における光要因と光合成の理論的解析 (3), 農業気象, **24**, 75-90.
- 126) Kuroiwa, S., 1978. Radiation Environments and Photosynthesis in plant stands with different foliage angles. In: *JIBP synthesis 19, Ecophysiology of photosynthetic productivity* (ed. by M. Monsi and T. Saeki) pp. 113-119, Univ. Tokyo Press.
- 127) 黒岩澄雄, 門司正三, 1963. 植物群落における光要因と光合成の理論的解析, 農業気象, **18**, 143-151.
- 128) Lake, J. V., 1967. Respiration of leaves during photosynthesis. I. Estimation from an electrical analogue. *Aust. J. Biol. Sci.*, **20**, 487-93.
- 129) Lange, O. L., Lösch, R., Schulze, E. D. and Kappen, L., 1971. Responses of stomata to changes in humidity. *Planta* (Berlin), **100**, 76-86.
- 130) Linacre, E. T., 1964. A note on a feature of leaf and air temperature. *Agr. Meteorol.*, **1**, 66-72.
- 131) Loomis, R. S., Williams, W. A., 1971. Agricultural Productivity. *Ann. Rev. Pl. Physiol.*, **431-468**.
- 132) Louwerse, W., and Zweerde, W. v. d., 1977. Photosynthesis, transpiration and leaf morphology of *Phaseolus vulgaris* and *Zea Mays* grown at different irradiances in artificial and sunlight. *Photosynthetica*, **11**, 11-21.
- 133) Ludlow M. M., and Wilson, G. L., 1971. Photosynthesis of tropical pasture plant. I. Illuminance, carbon dioxide concentration, leaf temperature, and leaf air vapour pressure difference. *Aust. J. Biol. Sci.*, **24**, 449-70.
- 134) Maksymowich, R., 1959. Quantitative analysis of leaf development in *Xanthium Pensylvanicum*. *Amer. J. Bot.*, **46**, 635-644.
- 135) Mansfield, T. A. and Meidner, H., 1966. Stomatal opening in light of different wave lengths: Effect of blue light independent of carbon dioxide concentration. *J. Exp. Bot.*, **17**, 510-521.
- 136) 松島省三, 1957. 水稻収量の成立と予察に関する作物学的研究, 農技研報告, A-5, 1-271.
- 137) 松島省三, 角田公正, 1958. 水稻収量の成立原理とその応用に関する作物学的研究. XLX 生育各期の水温の高低並にその日較差の大小が水稻の生育収量及び収量構成要素に及ぼす影響. 日作紀, **26**, 243-244.
- 138) 松島省三, 田中孝幸, 星野孝文, 1964. 同上, 第68報. 稲の姿勢と同化能率 (1). 日作紀, **33**, 44-48.
- 139) 松島省三, 田中孝幸, 星野孝文, 1964. 同上, 第70報. 生育各期の気温・水温の各種の組合せが水稻の収量及び収量構成要素に及ぼす影響. 日作紀, **33**, 53-58.
- 140) McCree, K. J., 1966. A solarimeter for measuring photosynthetically active radiation. *Agric., Meteor.*, **3**, 353-366.

- 141) McCree K. J., 1970. An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. In: *Proc. IBP/PP Technical Meeting, Trebon* (1969), 14-21. PUDOC, Wageningen.
- 142) McCree, 1972. The action spectrum, absorptance and quantum yield of photosynthesis in crop plants. *Agric., Meteor.*, **9**, 191-216.
- 143) McCree, K. J., 1974. Equations for the rate of dark respiration of white clover and grain sorghum, as function of dry weight, photosynthetic rate and temperature. *Crop Sci.*, **14**, 509-514.
- 144) McCree, K. J., and Troughton, J. H., 1966. Nonexistence of an optimal leaf area index for the production rate of white clover grown under constant conditions. *Plant physiol.*, **41**, 1615-1622.
- 145) McCree, K. J. and Silsbury, J. H., 1978. Growth and maintenance requirements of subterranean clover. *Crop Sci.*, **18**, 13-18.
- 146) McCree, K. J. and Kresovich, 1978. Growth and Maintenance requirements of white clover as a function of daylength. *Crop Sci.*, **18**, 22-25.
- 147) Meidner, H., 1975. Water supply, evaporation and vapour difference in leaves. *J. Exp. Bot.*, **26**, 666-73.
- 148) Meidner, H. and Mansfield, T. A., 1968. *Physiology of stomata*. 178 pp., McGraw-Hill Book Company, London.
- 149) Midorikawa, 1959. Growth analytical study of *altherbosa* on Mt. Hakkoda, *Northeast Japan*. *Ecol. Rev. Sendai*, Vol. **15**, 83-117.
- 150) Milthorpe, F. L. and Newton, P., 1963. Studies on the expansion of leaf surface, III. The influence of radiation on cell division and leaf expansion. *J. Exp. Bot.*, **14**, 483-495.
- 151) 宮地重遠, 1971. 植物生理学講座「光合成」序文, 朝倉書店.
- 152) Moldau, H. and Karolin, A. 1977. Effect of the reserve pool on the relationship between respiration and photosynthesis. *Photosynthetica*, **11**, 38-47.
- 153) Monsi, M., 1960. Dry matter reproduction in plant I. Schema of dry-matter reproduction. *Bot. Mag. Tokyo*, **73**, 81-90.
- 154) Monsi, M., 1968. Mathematical model of plant communities. In: *Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level* (1965), 131-149. UNESCO, Paris.
- 155) Monsi, M. und Saeki, T., 1953. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap. J. Bot.*, **15**, 22-52.
- 156) Monsi, M., and Murata, Y., 1970. Development of photosynthetic systems as influenced by distribution of matter. In: *Proc. of The IBP/PP Technical Meeting Trebon* (1969), 115-129., PUDOC, Wageningen.
- 157) Monteith, J. L., 1961. An empirical method for estimating longwave radiation exchanges in the British Isles. *Q. J. L. R. Met. Soc.*, **87**, 171-179.
- 158) Monteith, J. L., 1963. Gas exchange in plant communities. In: *Environmental control of plant growth* (ed., L. T. Evance), pp. 95-112. Academic Press.
- 159) Monteith, J. L., 1973. *Principles of environmental physics*. 147 pp. Edward Arnold Publishers, London.
- 160) 森脇 勉, 1971. 水稻の生育に及ぼす根部および基基部温度の影響に関する生理学的研究. pp. 1-203. 京都大学農学部学位論文.
- 161) Moss, D. N., 1962. The limiting carbon dioxide concentration for photosynthesis. *Nature*, **193**, 587.
- 162) Moss, D. N., Musgrave, R. B. and Lemon E. R., 1961. Photosynthesis under field condition III. Some effect of light, carbon dioxide, temperature, and soil moisture on photosynthesis respiration and transpiration of corn. *Crop Sci.*, **1**, 83-87.
- 163) Munakata, K., 1976. Effects of temperature and light on the reproductive growth and ripening of rice. In: *International Rice Research Institute, Climate and Rice*. Los Baños, Philippines. 187-207.
- 164) 村田吉男, 1961. 水稻の光合成とその栽培学的意義に関する研究. 農技研報告 D-9, 1-170.
- 165) Murata, Y., Iyama, J. and Honma, T. 1965. Studies on photosynthesis of forage crops IV.



- Influence of air-temperature upon the photosynthesis and respiration of alfalfa and several southern type forage crops. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan*, 34, 154-158.
- 166) Murata, Y., Iyama, J. and Honma, T., 1966. *ibid* V. The influence of soil moisture content on the photosynthesis and respiration of seedlings in various forage crops. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan*, 34, 385-390.
- 167) Murata, Y., Miyasaka, A. Akita, S. and Munakata, K., 1968. Estimation of dry matter Increase of rice stands by continuous measurements using a large assimilation chamber. In: *JIBP/PP, Photosynthesis and utilization of solar energy* (ed. by M. Monsi), pp. 35-38. Univ. of Tokyo.
- 168) Newton, P., 1963. Studies on the expansion of the leaf surface. II. The influence of light intensity and day length. *J. Exp. Bot.*, 14, 458-482.
- 169) Nichiporovich, A. A., 1961. Properties of plant crops as an optical system. *Soviet plant Physiol.*, 8, 428-511.
- 170) Niilisk, Kh., 1964. 「光合成と群落構造」(内嶋善兵衛訳)，農林水産技術会議事務局編(1971)，pp. 10.
- 171) Nomoto, N. and Saeki, T., 1969. Dry matter accumulation in sunflower and maize leaves as measured by an improved half-leaf method. *Bot. Mag. Tokyo*, 82, 20-27.
- 172) Oikawa, T., 1978. Canopy photosynthesis of the plant production simulated on the basis of light and CO<sub>2</sub> conditions. In: *JIBP Synthesis Vol. 19*, (ed. by Monsi, M. and Saeki, T.), pp. 167-183, University of Tokyo Press.
- 173) Parlange, J. Y., Waggoner, P. E. and Heichel, G. H. 1971. Boundary layer resistance and temperature distribution on still and apping leaves. *Pl. Physiol., Lancaster*, 48, 437-442.
- 174) Pearce, R. B., Carlson, G. E., Barnes, D. K., Hart, R. H., and Hanson, C. H., 1969. Specific leaf weight and photosynthesis in alfalfa. *Crop Sci.*, 9, 423-426.
- 175) Penning de Vries, F. W. T., 1972. Respiration and growth. In: *Crop processes in controlled environments* (ed. by Rees *et al.*), pp. 327-347. Academic Press, London.
- 176) Penning de Vries, F. W. T., 1973. *Substrate utilization and respiration in relation to growth and maintenance in higher plants*. PhD. thesis of Agric Univ., Wageningen, The Netherlands.
- 177) Pieters, G. A., 1974. The growth of sun and shade leaves of *Populus euramericana*, "Robusta" in relation to age, light intensity and temperature. *Meded. Landbouwhogeschool*, 74-11.
- 178) Raschke, K., 1956. Über die physikal Beziehungen zwischen Warm-eübergangzahl, Strahlungs austansch, Temperatur und Transpiration eines Blattes. *Planta*, 48, 200.
- 179) Raschke, K., 1965. Die Stomata als Glieder eines Schwinqungs fähigen CO<sub>2</sub>-Regelsystems. *Z. Naturforsch.*, 20 b, 1261-70.
- 180) Raschke, K., 1970. Temperature dependence of CO<sub>2</sub> assimilation and stomatal aperture in leaf sections of *Zea Mays*. *Planta (Berl.)*, 91, 336-63.
- 181) Rawson, H. M. and Begg, J. E., 1977. The effect of atmospheric humidity on photosynthesis, transpiration and water use efficiency of leaves of several plant species. *Planta*, 134, 5-10.
- 182) Robinson, N., 1966. *Solar radiation*. Elsevier Publishing Comp., pp. 166-195.
- 183) Rosenberg, N. J., 1969. Seasonal patterns in evapo-transpiration by irrigated alfalfa in the central great plains. *Agron. J.*, 61, 879-86.
- 184) Ross, Iu. K. and Nilson, T., 1966 a. 群落内におけるバイオマスの垂直分布. 「光合成と多収穫」(内嶋善兵衛訳)，農林水産技術会議(1967) 編，pp. 89-101.
- 185) Ross, Iu. K. and Nilson, T., 1966 b. 植被内における葉の空間的配置ならびにその決定法. 同上書，pp. 102-116.
- 186) Ross Iu. K. and Bikhele, Z., 1969. Raschet Fotosinteza Rastitelnogo Pokrova (2). V. sb. *Fotosinteticheskaja Produktivnost Rastitelnogo Pokrova*. AN ESSR.
- 187) Rudd-Jones, D., Calvert, A. and Slack, G., 1978. CO<sub>2</sub> enrichment and light-dependent temperature control in glasshouse tomato production. *Acta Horticulturae*, 87, 147-156.
- 188) Saeki, T., 1960. Interrelationships between leaf amount, light distribution and total photosynthesis in a plant community. *Bot. Mag., Tokyo*, 73, 55-63.

- 189) 酒井慎介, 1971. 温度と光合成. 「作物の光合成と物質生産」(戸刈義次監修), pp.62-72. 養賢堂.
- 190) 佐藤 庚, 池田 武, 1979. 日長・温度に対する大豆の生育反応, 第4報. 日作紀, 48, 283-290.
- 191) Satoh, M., 1974. Studies on photosynthesis and translocation of photosynthate in mulberry tree, III. Translocation of  $^{14}\text{C}$ -photosynthetic product from leaves of different ages. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan*, 43, 99-104.
- 192) Saugier, B., 1976. Sunflower. In: *Vegetation and the atmosphere*, 2 (Monteith, J.L. ed.), pp.87-120. Academic Press, London.
- 193) Schulze, E.D., Lange, O.L., Buschbom, U., Kappen, L. and Evenari, E., 1972. Stomatal responses to changes in humidity in plant growing in the desert. *Planta (Berl.)*, 108, 259-70.
- 194) Schnlze, E-D., Lange, O.L., Evenari, M., Kappen, L. and Buschbom, U., 1974. The role of air humidity and leaf temperature in controlling stomatal resistance of *Prunus armeniaca* L., under desert condition. I. *Oecologia*, 17, 159-70.
- 195) Schulze, E-D., Lange, O.L., Evenari, M., Kappen, L. and Buschbom, U., 1975. *ibid* III. The effect on water use efficiency. *Oecologia*, 19, 303-14.
- 196) Sheriff, W.D. and Meidner, H., 1974. Water pathways in leaves of *Hedera helix* L. and *Tradescantia virginiana*. *J. Exp. Bot.*, 25, 1147-56.
- 197) Sheriff, D.W. and Meidner, H., 1975. Water movement into and through *Tradescantia virginiana* (L.) Leaves. I. Uptake during conditions of dynamic equilibrium. *J. Exp. Bot.*, 26, 897-902.
- 198) Sheriff, D.W., 1977. Evaporation sites and distillation in leaves. *Ann. Bot.*, 41, 1081-82.
- 199) 島津康男, 1973. システム生態学. 「生態学講座, 36」, pp.86. 共立出版.
- 200) Shirazi, J.F. and Stone, J.F., 1976. Oscillatory transpiration in cotton plant. I. Experimental characterization. *J. Exp. Bot.*, 27, 608-18.
- 201) Shulgin, I.A., 1976. 「太陽光と植物」(内嶋善兵衛訳), pp.163. 東京大学出版会.
- 202) Slatyer, R.O., and Jarvis, P.G., 1966. Gaseous diffusion porometer for continuous measurement of diffusive resistance of leaves. *Science*, 151, 574-6.
- 203) Smillie, R.M., 1962. Photosynthetic and respiratory activities of growing pea leaves. *Plant Physiol., Lancaster*, 27, 716-21.
- 204) Stålfelt, M.G., 1956. Die stomatäre Transpiration und die Physiologie der Spaltöffnungen. In: *Handbuch der pflanzen physiologie*, III, 351-426. Springer Verlag, Berlin.
- 205) 杉原保幸, 羽生寿郎, 1980. 水稻の気候生産力の評価に関する研究 I. 農業気象, 36, 71-79.
- 206) 鈴木清太郎, 大森福義, 岡上正夫, 1943. 水田微気象. 農業気象, 1, 1-7.
- 207) Szeicz, G., van Bavel, C.H.M. and Takami, S., 1973. Stomatal factor in the water use and dry matter production by sorghum. *Agric. Meteor.*, 12, 361-89.
- 208) 高見晋一, 1977. 土-植物-大気系における物質とエネルギーの流れに対する一つのアプローチ, 農業気象, 32, 209-215.
- 209) 高須謙一, 1953. 種々の自然環境の下における葉温について (第1報). 植物生態学会報, 3, 1-7.
- 210) 武智 修, 1968. 植物の葉温と熱収支. 農業気象, 24, 95-102.
- 211) 武智 修, 長谷場徹也, 泊 功, 秋元稔万, 1962. 葉温に関する研究 (1). 柑橘葉温に及ぼす日射量と風速の影響. 農業気象, 18, 89-91.
- 212) 武智 修, 長谷場徹也, 1962. 同上 (2). 柑橘葉の層流熱伝達. 農業気象, 18, 92-97.
- 213) Takeda, T., 1968. The effect of wind speed on leaf photosynthetic rate in various crop plants. In: *JIBP/PP, Photosynthesis and Utilization of Solar Energy* (ed. by M. Monsi), pp. 80-82, Univ. of Tokyo.
- 214) 武田友四郎, 玖村敦彦, 1957. 水稻における収量成立過程の解析 I. 窒素条件が葉面積, 同化能率及び呼吸能に及ぼす影響. II. 受光態勢並に物質生産経過に及ぼす窒素条件の影響について. 日作紀, 26, 165-175.
- 215) Takeda, T. and Yajima, M., 1971. Estimating productivity of crops with chambers. *JIBP/PP, Photosynthesis and Utilization of Solar Energy* (ed. by M. Monsi), pp.10-15. Univ. of

- Tokyo.
- 216) 武田友四郎，矢島正晴，1975. 群落光合成の半経験的評価法の改良. 第1報とくに光—光合成曲線のとりあつかいかた. 日作紀，44，343-349.
- 217) 竹内司郎，長谷川浩，1958. 地温が作物生育に及ぼす影響. 第1報，気温を異にせる場合の地温の影響. 日作紀，第119回講演要旨，286-287.
- 218) Tanaka, I., 1967. Climatic influence on photosynthesis and respiration of rice. *Climate and Rice*, 223-247. IRRI.
- 219) 田中 稔，1948. 水稻冷害の実際研究，第1報. 日作紀，18，156-158.
- 220) 田中孝幸，1972. 水稻の光—同化曲線に関する作物学的研究. 農技研報告，A-19，1-100.
- 221) Thom, A. S., 1968. The exchange of momentum, mass and heat between an artificial leaf and the airflow in a wind tunnel. *Q. J. L. R. Met. Soc.*, 94, 44-55.
- 222) Thom, A. S., 1971. Momentum absorption by vegetation, *Q. J. L. R. Met. Soc.*, 97, 414-428.
- 223) Thompson, L. M., 1969. Weather and technology in the production of corn in the U. S. corn belt. *Agron. J.*, 61, 453-456.
- 224) Thompson, L. M., 1970. Weather and technology in the production of soybeans in the Central United States. *Agron. J.*, 62, 232-236.
- 225) Thorne, G. N., 1961. Effect of age and environment on net assimilation rate of barley. *Ann. Bot.*, 25, 29-38.
- 226) Thorne, G. N., 1963. Varietal difference in photosynthesis of ears and leaves of barley. *Ann. Bot.*, 27, 155-74.
- 227) Thornley, J. H. M., 1970. Respiration and maintenance in plants. *Nature*, 227, 304-305.
- 228) Thornley, J. H. M., 1972. A balanced quantitative model for root: shoot ratios in vegetative plant. *Ann. Bot.*, 36, 431-441.
- 229) 戸川義次，武田友四郎，1956. 農学における光合成の二，三の問題. 農園，31，901-904.
- 230) Toki, T., Ogiwara, S. and Aoki, H., 1978. Effect of varying temperature on the growth and yield in cucumber. *Acta Horticulturae*, 87, 233-238.
- 231) Tomar, V. S. and O'toole, J. C., 1979. Measurement of evaporation in rice. Paper presented at the WMO-IRRI Symposium, planning meeting on "Agrometeorology of Rice Crop" held at IRRI, Los Baños, Philippines, December, 3-7, 1979, pp. 7.
- 232) Tooming, Kh. G. and Guliaev, V. I., 1967. 「光合成有効放射の測定」(内嶋善兵衛訳). 農林水産技術会議事務局編 (1971), pp. 129.
- 233) 坪井八十二，中川行夫，1954. 水稻の生育にともなう水田の微気象について. 農業気象，9，59-62.
- 234) Tsuno, Y., 1968. The influence of transpiration upon the relationship between photosynthesis and temperature in crop plants. *JIBP/PP, Photosynthesis and Utilization of Solar Energy* (ed. by M. Monsi), pp. 76-79. Univ. of Tokyo.
- 235) 津野幸人，1971. 葉の無機養分含量と光合成. 「作物の光合成と物質生産」(戸川義次監修)，pp. 82-85. 養賢堂.
- 236) 津野幸人，藤瀬一馬，1965. 甘藷の乾物生産に関する作物学的研究. 農技研報告，D-13，1-132.
- 237) Turner, N. C., 1974. Stomatal behavior and water status of maize, sorghum, and tobacco under field conditions. II. At low soil water potential. *Plant Physiol.*, 53, 360-365.
- 238) Uchijima, Z., 1968. A newly devised solarimeter for measuring photosynthetically active radiation. *Japan Agr. Res. Quart.*, 3, 20-22.
- 239) Uchijima, Z. and Wright, J. L., 1964. An experimental study of air flow in a corn plant air layer. *Bull. Natl. Inst. Agric. Sci, Tokyo*, A11, 19-65.
- 240) 内嶋善兵衛，宇田川武俊，堀江 武，小林勝次，1967. 作物群落内におけるエネルギーとガス交換に関する研究 (1). トウモロコシ群落内の炭酸ガス環境. 農業気象，23，99-108.
- 241) 内嶋善兵衛，井上君夫，1970. 同上 (9). 群落内の炭酸ガス環境のシミュレーション. 農業気象，26，5-18.
- 242) 宇田川武俊，内嶋善兵衛，堀江 武，小林勝次，1968. 同上 (3). トウモロコシの群落の構造について. 日作紀，37，589-96.
- 243) 宇田川武俊，1980. 作物個体群の葉群構造とそのモデル化. 農技研報告，D-31，127-202.
- 244) 牛島忠広，1967. 高等植物の水分欠乏と光合成. 生物科学，19，66-72.

- 245) 牛島忠広, 1971. 葉の水分状態と光合成. 「作物の光合成と物質生産」(戸刈義次監修), pp. 72-79, 養賢堂.
- 246) van Bavel, C.H.M., 1975. A behavioral equation for leaf carbon dioxide assimilation and a test of its validity. *Photosynthetica*, 9, 165-76.
- 247) van Bavel, C.H.M., Nakayama, F.S. and Ehrler, W.L., 1965. Measuring transpiration resistance of leaves. *Plant Physiol.*, 40, 535-40.
- 248) van de Vooren, J. de Lint, P. J. A. L. and Challa, H. 1978. Influence of varying night temperature on a cucumber crop. *Acta Horticulturae*, 87, 249-256.
- 249) van Keulen, H., 1975. *Simulation of water use and herbage growth in arid regions*. PUDOC, Wageningen, pp. 175.
- 250) van Laar H.H. and Penning de Vries, F. W. T., 1972. CO<sub>2</sub> assimilation light response curve of leaves; some experimental data. *Verslagen*, No. 62, IBS Wageningen, pp. 53.
- 251) 和田道宏, 1980. 気温の日変化に関する研究 I, 日変化のモデル. 農業気象, 36, 19-24.
- 252) Waggoner, P.E. and Reifsnnyder, W.E., 1968. Simulation of the temperature, humidity and evaporation profile in a leaf canopy. *J. Appl. Meteor.*, 7, 400-409.
- 253) Wang, 1967. *Agricultural Meteorology*. Agriculture weather information service, USA, pp. 693.
- 254) Warren Wilson, J., 1963. Estimation of foliage denseness and foliage angle by inclined point quadrats. *Aust. J. Bot.*, 11, 95-105.
- 255) Warren Wilson, J., 1965. Stand structure and light penetration I. Analysis by point quadrats. *J. Appl. Ecol.*, 2, 383-390.
- 256) Warren Wilson, J., 1967. *ibid* III. Sunlit foliage area. *J. Appl. Ecol.*, 4, 159-65.
- 257) Warren Wilson, J., 1966. High net assimilation of sunflower plants in an arid climate. *Ann. Bot.*, 30, 745-751.
- 258) Watson, D. J., 1947. Comparative physiological studies on the growth of field crops. (1), variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties and within and between years. *Ann. Bot.*, 11, 41-76.
- 259) Whiteman, P. C. and Koller, D., 1969. Interactions of carbondioxide concentration, light intensity and temperature on plant resistances to water vapour and carbondioxide diffusion. *New Phytol.*, 66, 463-73.
- 260) Williams, W. W., Loomis, R. S., Duncan, W. G., Dovrat, A., and Nunez, F. A., 1968. Canopy architecture at various population densities and the growth and grain yield of corn. *Crop Sci.*, 8, 303-305.
- 261) Williams, G. D. V., Joynt, M. I. and McCormic, P. A., 1975. Regression analysis of Canadian prairie crop district cereal yield, 1971-1972, in relation to weather, soil and trend. *Can. J. Soil. Sci.*, 55, 43-53.
- 262) Williams, 1974. *The Shoot Apex and Leaf Growth*. Cambridge Univ. Press, pp. 256.
- 263) Wit, C. T. de, 1958. Transpiration and crop yield. *Meded. Eling*, 59, pp. 88. IBS, Wageningen.
- 264) Wit, C. T. de, 1965. Photosynthesis of leaf canopies. *Agric. Res. Report*, 663, 1-56, PUDOC Wageningen.
- 265) Wit, C. T. de, 1970. Dynamic concept in biology. In: *Proc. of the IBP/PP, Technical Meeting, Trebon* (1969), pp. 17-23. PUDOC, Wageningen.
- 266) Wit, C. T. de, Bronwer, R. and Penning de Vries, F. W. T., 1970. The simulation of photosynthetic systems. *ibid*, pp. 47-60.
- 267) Wit, C. T. de and Goudriaan, J., 1974. *Simulation of ecological process*. 159 pp. PUDOC, Wageningen.
- 268) Wit, C. T. de *et al.*, 1978. *Simulation of assimilation, respiration and transpiration of crops*. pp. 141. PUDOC, Wageningen.
- 269) 矢吹万寿, 宮川秀夫, 1970. 風速と光合成に関する研究 (第2報). 風速と光合成の関係. 農業気象, 26, 137-141.
- 270) 矢吹万寿, 清田 信, 1978. 同上 (第6報). 風速とキュウリ葉の拡散抵抗との関係. 農業気象, 34, 59-64.

- 271) 矢吹万寿，原蘭芳信，1978. 同上（第7報）. 葉面境界層と構造 II. 農業気象，34, 78-94.
- 272) 矢吹万寿，武津岡正敏，鱧谷 憲，1972. 風速と光合成（矢吹万寿著）. 「物質の交換と輸送」(古谷雅樹ら編)，pp. 87-90. 朝倉書店.
- 273) Yocum, C. S., Allen, L. H., and Lemon, E. R., 1964. Photosynthesis under field conditions. IV. Solar radiation balance and photosynthetic efficiency. *Agron. J.*, 56, 249-53.
- 274) Yoshida, S. and Parao, F. T., 1976. Climatic influence on yield and yield component of lowland rice in the tropics. In: *Climate and Rice*, pp. 471-494. IRRI.
- 275) Yoshida, T., 1976. Climatic influence on growth and nutrient uptake of rice roots, with special reference to the growth unit theory. In: *Climate and Rice*, pp. 265-277. IRRI.

# **System Ecological Studies on Crop-Weather Relationships in Photosynthesis, Transpiration and Growth**

TAKESHI HORIE

## **Summary**

The main objective of this study is to develop a model to explain and/or predict the dynamics in weather and crop growth relationships, on the basis of crop physiological, ecological and physical processes. For this purpose, measurements, modellings and simulations were made of photosynthesis and transpiration at both the levels of single leaf and community for rice, sunflower and/or cucumber plants. The measurements and parametrizations were also made of growth and maintenance respirations, partitioning of the photosynthates, specific leaf area and the developmental processes of sunflower and/or rice crops. On the basis of these studies and informations from the relevant literatures, a comprehensive dynamic model was developed for the simulation of the sunflower crop growth from weather conditions. The simulated crop growth was compared with the measurements and discussed.

This paper consists of six chapters and a general discussion. The outline and the main results at each chapter may be summarized as follows.

## **Chapter I. Photosynthesis, transpiration and gaseous diffusion resistances of single leaves as affected by meteorological environments—experiments on rice, sunflower and cucumber leaves—**

At first the influence of leaf age on the photosynthetic capability was investigated by a leaf chamber method for rice and cucumber plants grown in isolated pots and in communities conditions, and the results are given in Figs. 1.2 to 1.7. The leaf photosynthetic capability changed markedly with the age, and the pattern of its change was strongly affected by the environments under which the leaf had grown. The duration of the maximum photosynthetic capability of sunflower leaves grown in the community conditions was less than one-half of that of the leaves of the isolated potted plants, so that the capability of the leaves at the bottom canopy layer was very low. These aspects were compared with the simulation results on the vertical profiles of the photosynthetic intensity in the sunflower and rice canopies (Figs. 4.4 and 4.5), in which the leaf photosynthetic capability was assumed to be equal for all the leaves within the canopies. From this comparison it was concluded that a shortage of the radiation energy, due to the mutual shading of the leaves, is the main reason for the acceleration of the leaf senescence under community conditions. Hence it was considered that the drastic reduction in the photosynthetic capability

of the lower leaves in the canopy is the results of their actual photosynthetic activities, but not a cause for restricting the actual canopy photosynthesis. The total canopy photosynthesis is mainly dependent on the activities of the leaves at the upper and the middle layers in the canopy, which are at photosynthetically most active stage during the leaf developments. Under this hypothesis, the measurements and analyses of leaf photosynthetic and transpiratory activities, which are explained below, were made on the leaves at photosynthetically most active stages.

The effect of wind on leaf boundary layer diffusion resistance ( $r_a$ ) to water vapour transfer was measured for model rice, sunflower and cucumber leaves in a wind tunnel of a laminar flow (Figs. 1.8 and 1.9). The relation between  $r_a$  and the wind speed ( $u$ ) was found to be given by the following equation for all the leaves.

$$r_a = k_1 (d/u)^{1/2},$$

where  $d$  is the characteristic leaf width. The values of the proportional constant  $k_1$  for the 3 crop leaves are given in Table 1.1.

The results of the measurements of compensation  $\text{CO}_2$  concentration ( $\Gamma$ ) of the photosynthesis are shown in Fig. 1.11, as a function of the leaf temperature ( $T_L$ ). The relation was approximated by the equation,

$$\Gamma = \Gamma_{30} Q_{10}^{(T_L - 30)/10},$$

where  $\Gamma_{30}$  is the value of  $\Gamma$  at  $T_L = 30^\circ\text{C}$  and  $Q_{10}$  the temperature coefficient.  $Q_{10}$  was approximately same for rice, sunflower and cucumber leaves and about 1.65.

The rates of net photosynthesis ( $P_n$ ) and transpiration ( $E$ ) of single leaf were expressed respectively by the following equations:

$$E = \frac{C_v (e_s(T_L) - e_a)}{0.5(r_a + r_s)} \quad \text{and} \quad P_n = \frac{C_a - \Gamma}{0.5(r_{ac} + r_{sc}) + r_M},$$

in which  $C_v$  is a conversion factor from water vapour pressure (mb) to the absolute humidity ( $\text{g cm}^{-3}$ );  $e_s(T_L)$  and  $e_a$  are the water vapour pressures at the leaf intercellular spaces and in air (mb);  $r_a$  and  $r_s$  the boundary layer and the stomatal diffusion resistances to water vapour transfer ( $\text{sec cm}^{-1}$ );  $r_{ac}$  and  $r_{sc}$  the same resistances as above but to  $\text{CO}_2$  transfer;  $r_M$  the apparent mesophyll resistance ( $\text{sec cm}^{-1}$ );  $C_a$  the  $\text{CO}_2$  concentration of the air ( $\text{g cm}^{-3}$ ), respectively.

The values of  $r_s$  and  $r_M$  were calculated from the data of the simultaneous measurements of photosynthesis and transpiration of the leaves under different radiation, temperature and humidity conditions. The results are presented in Figs. 1.12 to 1.21. The PAR ( $I_p$ ) dependence of the stomatal resistance ( $r_s$ ), shown in Fig. 1.16, was approximated by,

$$r_s = r_{s,\min} + (r_{s,\max} - r_{s,\min}) \exp(-\beta_p I_p)$$

where  $r_{s,\min}$  and  $r_{s,\max}$  are the minimum and the maximum  $r_s$  at a high PAR level and in the dark, respectively, and  $\beta_p$  a parameter. The experimentally estimated values of these parameters are given in Table 1.2 for the 3 crop leaves. The dependence of the mesophyll resistance ( $r_M$ ) on PAR intensity was found to be given

by the following equation (Fig. 1.17),

$$r_M = \frac{\epsilon}{I_p - I_{pc}} + r_{Mo},$$

in which  $I_{pc}$  is the compensation PAR intensity of photosynthesis,  $r_{Mo}$  the minimum of  $r_M$  at a saturating radiation level and  $\epsilon$  a parameter. The values of these parameters are also given in Table 1.2.

At leaf-air vapour pressure deficit ( $VD$ ) above about 15 mb,  $r_s$  of all the crop leaves increased proportionally with  $VD$ , so that both net photosynthesis ( $P_n$ ) and transpiration ( $E$ ) suppressed at higher  $VD$  levels (Fig. 1.19). While  $r_M$  was hardly affected by  $VD$ .

With the increase in the leaf temperature ( $T_L$ ),  $r_s$  of sunflower and cucumber leaves decreased linearly, but that of the rice appeared to be unaffected by  $T_L$ .  $r_M$  of all the crop leaves decreased with  $T_L$  according to the following equation,

$$r_M = r_{M,ast} \{1 + c \exp(-k_r T_L)\}$$

where  $r_{M,ast}$  is the asymptotic value of  $r_M$  at a high level of  $T_L$ , and  $c$  and  $k_r$  the parameters. The values of these parameters, experimentally estimated, are shown in Table 1.3 for rice, sunflower and cucumber leaves.

The photosynthetic capabilities of the 3 crop leaves were in the order of sunflower, rice and cucumber. The lower photosynthetic capability of the cucumber leaves was appeared to be attributable to the larger value of  $r_s$ , whereas the higher capability of the sunflower leaves, to the smaller values both in  $r_s$  and  $r_M$ .

## Chapter II. Model simulation of leaf temperature, transpiration and net photosynthesis of single leaves under various environments

The relation between the resistances of  $r_a$ ,  $r_s$  and  $r_M$  and meteorological elements elucidated in the previous chapter, were incorporated into leaf energy balance equations and leaf-air  $CO_2$  transfer equation. The simultaneous equations, thus derived, were solved by Newton-Raphson method to give leaf temperature ( $T_L$ ), and the rates of net photosynthesis ( $P_n$ ) and transpiration ( $E$ ) of rice and cucumber leaves under various meteorological environments. The values of the parameters, used for the simulation, are given in Table 2.1, and the simulation results in Figs. 2.1 to 2.4. The main simulation results may be summarized as follows.

First, with the increase in the shortwave radiation intensity ( $I_s$ ) up to about  $0.5 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ ,  $E$  increased very sharply due to the opening of the stomata, resulting in  $T_L$  decrease or only a slight increase, and above this  $I_s$  level  $E$  and  $T_L$  both escaped from the stomatal regulations and increased proportionally to  $I_s$ . The leaf-air temperature difference ( $T_L - T_a$ ) was larger the lower the  $T_a$ . Second, three types of curves were derived in photosynthesis ( $P_n$ )-radiation ( $I_s$ ) relation, depending on the environmental conditions; a non-saturation type curve at lower  $T_a$ , a saturation type curve at near optimal  $T_a$  and an optimal type curve at supra-optimal  $T_a$  with



low humidity. These differences in  $P_n-I_s$  curve were attributable to  $I_s$  effect on  $T_L$  which in turn reflected on  $r_s$  and  $r_M$  in different ways. Third, as a result of the response of  $r_s$  to the leaf-air vapour pressure difference,  $P_n$  and  $E$  at lower humidity were suppressed considerably, resulting in  $T_L$  increase. Fourth, with increasing the wind speed ( $u$ ),  $P_n$  and  $E$  at optimal or above optimal  $T_a$  increased, whereas those at sub-optimal  $T_a$  decreased. These contracting effect of  $u$  on  $P_n$  and  $E$  appeared through its different effect on  $r_a$  and  $T_L$ .

The simulation results were compared with measured data on rice and cucumber leaves by a leaf chamber method (Figs. 2.5 to 2.8) and with data by other workers. Except for  $T_L$  at higher  $I_s$  and  $T_a$ , the model well explained the observed responses in  $P_n$ ,  $E$  and  $T_L$  to the environments.

### Chapter III. Solar radiation conditions, geometrical structure of crops and the canopy photosynthesis

Diffused radiation, PAR and total shortwave radiation were observed during the summer in 1971 at Tokyo. The percentage of the diffuse radiation in the total shortwave radiation decreased curvilinearly with increasing daily sum of the total shortwave radiation (Fig. 3.1), and the relation was presented by,

$$\frac{I_{i, \text{day}}}{I_{s, \text{day}}} = 1.0 - 2.0 \times 10^{-4} I_{s, \text{day}} - 2.0 \times 10^{-6} I_{s, \text{day}}^2$$

where  $I_{i, \text{day}}$  and  $I_{s, \text{day}}$  are daily sums of the diffuse and the total shortwave radiation ( $\text{cal cm}^{-2} \text{ day}^{-1}$ ). PAR was nearly proportional to  $I_{s, \text{day}}$  (Fig. 3.2) and the proportional constant was 0.47. It was found that the fraction of PAR in total shortwave radiation is higher, the higher the percentage diffuse radiation (Figs. 3.3 and 3.4).

Vertical distribution of leaf area density and leaf angular distribution in a sunflower canopy were measured at the different growth stages (Figs. 3.5 and 3.6). The leaf area distributions with respect to the azimuth angle were fairly uniform. The vertical distribution of leaf area density and the distribution of the leaf inclination angle, both were found to be given by Beta distribution functions (Eqs. 3.6 and 3.10), determined from the two parameters of the average and the standard deviation of the distributions.

Values of these parameters measured at different growth stages of the sunflower canopy were given in Figs. 3.5 and 3.6. It was ascertained that the Beta distribution functions are also applicable to rice, soybean and maize canopies measured by other workers (Figs. 3.7 and 3.8).

Equations were proposed to evaluate the vertical profiles of direct and diffuse shortwave radiation and PAR flux densities in crop canopy in relation to the canopy structure, the optical properties of leaves, LAI and solar radiation conditions (Fig. 3.9 and Eqs. 3.12 to 3.20). The simulated radiation environments are shown in

Figs. 3.10 and 3.11 for different types of canopies under different solar radiation conditions. The simulated profiles of the radiation fluxes in the canopy agreed with the measurements (Fig. 3.12).

By using these radiation transfer equations in crop canopies and experimental data so far given for the respective crop leaves, crop canopy photosynthesis was numerically evaluated in relation to the canopy structure, LAI and solar radiation conditions (Fig. 3.13). When LAI and radiation level are both high, the simulated gross canopy photosynthesis ( $\Phi_g$ ) for vertical leaved canopies like rice was higher than that for horizontal leaved canopy like sunflower and soybean. The influence of the canopy structure on  $\Phi_g$ , however, was smaller than those predicted by other models. A realistically maximal effect of the structure on  $\Phi_g$  was estimated to be about 25%. While the influence of the percentage diffuse radiation on  $\Phi_g$  was as large as 30% at maximum, for all types of canopies with LAI=4. Such a large influence of the diffuse radiation came from the two facts. Firstly, with increasing percentage diffuse radiation, the radiation energy distribution within the canopy approaches to more uniform. Secondly, with increasing diffuse radiation, fraction of PAR to total incident shortwave radiation also increases.

#### **Chapter IV. Modelling and the joint simulation of microclimate, transpiration and net photosynthesis in crop canopies**

On the basis of the analyses and the experimental data given in the previous three chapters, a comprehensive model was developed for simultaneously simulating microclimate, net photosynthesis and transpiration of crop canopies in steady states, in relation to the physiological properties of leaves, canopy structure and external meteorological environments, except for soil moisture factor. The model was named MICLAM (crop Micro Climate and Leaf Action Model). The scheme of MICLAM is given in Fig. 4.1. The model was applied to rice and sunflower crops under variously different environmental conditions, giving the following simulation results.

The simulated vertical profiles of the respective radiation fluxes densities, diffusivity, leaf and air temperatures, water vapour pressure, carbon dioxide concentration and source or sink strength of the transpiration and net photosynthesis are given in Figs. 4.4 and 4.5 for the respective crops. When the incident radiation was high and the saturation deficit of water vapour in air was low, the air temperature inside the canopy was higher than that above the canopy and leaf temperature was higher than the air, so that Bowen's ratio was positive. When the radiation was low or the saturation deficit was high, the reverse was true. The simulated Bowen's ratio as a function of the incident shortwave radiation flux density and the air temperature is shown in Fig. 4.7.

In Fig. 4.6 are shown the vertical profiles of the diffusion resistances at air layer in the canopy ( $r_b$ ), leaf boundary layer ( $r_a$ ), stomata ( $r_s$ ) and at mesophyll ( $r_m$ ), simul-

ated for a moderately developed rice canopy. The orders of these resistances under a usual environmental condition were  $r_b \simeq 10^{-2} \sim 10^{-1}$ ,  $r_a \simeq 10^{-1}$ ,  $r_s \simeq 10^0 \sim 10^1$ , and  $r_M \simeq 10^0 \sim \infty$  sec cm<sup>-1</sup>. It was, therefore, concluded that both the rates of the net photosynthesis and the transpiration of crop canopies are more restricted by the physiological resistances ( $r_s$  and  $r_M$ ) than by the physical diffusion resistances ( $r_b$  and  $r_a$ ).  $r_s$  and  $r_M$  in crop canopies were found to be limited mainly by the shortage of the radiation energy due to the mutual shading of the leaves.

The average leaf canopy temperature ( $\bar{T}_L$ ), the net photosynthesis ( $\phi_n$ ) and the evapo-transpiration ( $E_T$ ), simulated for rice and sunflower canopies in relation to the shortwave radiation intensity, air temperature, atmospheric humidity or wind velocity above the canopies are presented in Figs. 4.8 to 4.11. The following aspects may be pointed out from those simulation results.

First,  $\phi_n$ -radiation relations are either a saturation type, a non-saturation type or an optimal type curve depending on the crop structure, air temperature and humidity conditions. Second,  $\phi_n$  at low air temperature is higher in sunflower than in rice, despite the leaf temperature and photosynthesis relation in the single leaf was similar between these two crop leaves. This is mainly because the temperature of the leaves at upper canopy layer, which are photosynthetically most active, is higher in the sunflower than in the rice (cf. Figs. 4.4 and 4.5). Third, with the increase in wind,  $\phi_n$  and  $E_T$  both increase when the air temperature is high, but reverse is true when the air temperature is low. The negative effect of the wind at lower air temperature comes from the decrease in the leaf temperature. Third, with lowering the relative humidity,  $\phi_n$  at all temperature conditions decreases, and  $E_T$  at higher temperature conditions is suppressed. The influence of the humidity on  $\phi_n$  is, however, smaller than that of the single leaf shown in Fig. 2.3. This is because, under canopy condition,  $\phi_n$  is more restricted by the radiation factor than by the humidity and because crops produce a mild humidity environment in the canopy through the transpiration.

The model MICLAM well explained the transpiration or evapo-transpiration from rice field, measured by Tomar and O'toole (1979),<sup>(231)</sup> with errors less than 15% (Figs. 4.12 and 4.13).

An attempt was made at simplifying MICLAM, a comprehensive model here proposed for simulating the mutually dependent relations between the crop microclimate and the physiological activities, so as to easily be incorporated into a larger dynamic model for crop growth. It was found that over 90% of the variabilities of crop canopy photosynthesis, simulated by MICLAM for wide ranges of the environments, can be explained by a much simpler model in which only the radiation and the average canopy temperature factors were considered (Fig. 4.16). It was, therefore, concluded that the major factors that affect  $\phi_n$  under usual environments are firstly the radiation factor and secondly the factors related to the canopy tempera-

ture, and that the direct influences of wind, humidity and  $\text{CO}_2$  concentration within the canopy are very small, so long as the soil moisture conditions are optimal.

The average canopy temperature, which were predicted by MICLAM, were tabulated as a function of LAI, water vapour pressure deficit of air, radiation intensity and wind speed (Eq. 4.23 and Fig. 4.14). By using this tabular function for average canopy temperature under variously different environmental conditions, the comprehensive canopy microclimate and photosynthesis model was simplified to one similar to what was explained in Chapter III.

## Chapter V. Growth and maintenance respirations of rice and sunflower crops

The growth and the maintenance respiration rates of rice and sunflower plants were experimentally determined.

The night-time respiration of the rice plants increased linearly with the increase in the day-time photosynthesis (Figs. 5.1 to 5.3). From this relation the growth respiration factor ( $G_r$ ) or the transformation factor ( $k$ ) of the gross photosynthates to the plant tissues (production value,  $PV$ ) and the maintenance respiration rate were determined at the different growth stages by using the method by McCree and Silsby (1978)<sup>(445)</sup>. The results are given in Table 5.1.

The transformation factor ( $k$ ) or the production value ( $PV$ ) of the rice plants was 0.77 (g dry weight/g  $\text{CH}_2\text{O}$ ) at 25 °C on average over the maximum tiller number and boot stages, which was equivalent to 0.30 (g  $\text{CH}_2\text{O}$ /g dry weight) in the growth respiration factor ( $G_r$ ). The maintenance respiration rate of the whole crop averaged over the same growth stages was about 0.012 (g  $\text{CH}_2\text{O}$ /g dry weight/day) at 25 °C. The values of  $k$  or  $PV$  at 15 °C in air temperature was apparently larger than that at 25 °C. This was considered to be due to that the photosynthates were not completely depleted for the growth during the night at the lower air temperature condition. The temperature coefficient ( $Q_{10}$ ) of the maintenance respiration rate of the rice was estimated to be 1.78 on average over 10–35 °C.

Time changes in the relative growth rate (RGR) and the respiration rate of each sunflower organ were measured during the growth of the crop (Figs. 5.6 and 5.7). It was observed that RGR and the respiration rates both decreased with the growth of the sunflower plants. From these experimental data, the transformation factor ( $k$ ) and the maintenance respiration rates of each sunflower organ and the whole crop were determined at the vegetative and the reproductive growth stages, by the method developed by Heaketh et al. (1971)<sup>(446)</sup>. The results are given in Table 5.2.

The value of  $k$  of whole sunflower crop was estimated to be 0.64 (g dry weight/g  $\text{CH}_2\text{O}$ ) on average over the vegetative and the reproductive stages, while the maintenance respiration rate at 25 °C was 0.015 (g  $\text{CH}_2\text{O}$ /g dry weight/day) over the same growth stages. It was found that the leaves have the highest growth and maintena-

nce respiration rates among the sunflower organs. The temperature coefficient of the maintenance respiration rate was approximately same for all the sunflower organs, and was about 1.82 over 15—30 °C (Fig. 5.8).

It was, however, judged from the growth simulation of the sunflower crops in the next chapter that the values of  $k$ , here obtained for the respective sunflower organs, were underestimations by about 15% (cf. Chapter VI).

## Chapter VI. Modelling and the simulation of the dynamics of sunflower crop growth in relation to weather conditions

The results of the experiments and the analyses in the foregoing five chapters, and the results of the additional experiments on the developments, the partitioning of photosynthates to each organ (Fig. 6.2) and the specific leaf area (Fig. 6.3) on sunflower crops, were integrated into a dynamic model named SUNGRS, for simulating the sunflower crop growth in relation to the meteorological environments, except soil moisture conditions. The scheme of the model SUNGRS is presented in Fig. 6.4. SUNGRS was programmed with CSMP III, a dynamic simulation language (IBM, 1972)<sup>(85)</sup>, in executable form, and the full simulation program is given in the Appendix with sufficient notations. A simulation result by SUNGRS on diurnal courses of photosynthesis, reserve carbohydrate level and the growth is shown in Fig. 6.7.

To explain the measured growth of the sunflower crop by SUNGRS, 15% larger value was needed for the transformation factor of gross photosynthates to each sunflower organ, than those experimentally obtained in chapter V (Fig. 6.7). The transformation factors, thus modified from the trial simulations, were very close to the value that Penning de Vries (1972)<sup>(175)</sup> has estimated for sunflower from the biochemical analyses. With this modification for the transformation factors of the organs, SUNGRS quantitatively well explained the observed growth dynamics of sunflower crops under variously different environmental conditions (Figs. 6.8 to 6.10). Hence, the experiments and the analyses on the growth processes of the sunflower crops, made in the preceding five chapters, were largely justified to be reasonable in comparison with the actual crop growth, with the exception of the transformation factor.

At the reproductive growth stage, however, the simulated growth gave underestimation than the measurements for most cases, although the model qualitatively well explained the growth behaviour of the crops under the various environments. A discussion was made for the possible reasons that caused the underestimations in the simulated growth at the reproductive stage.

Parameter sensitivity analyses were made for major parameters and weather factors with SUNGRS, by incorporating the actually observed weather data during the growth season of the sunflower at Tokyo in 1971. The results are summarized in Fig. 6.12. It was found that the parameter  $B$ , which is the initial inclination

angle of the leaf photosynthesis-light response curve, gives the largest influence on the growth throughout the whole growth period of the crop. Then the transformation factor or the production value (PV), the parameter A, which is related to the light saturation value of leaf photosynthesis, and the daily solar radiation (DAYSRI) followed. These parameters are all related to the magnitude of input to the plant system. It was, therefore, concluded that, when the temperature and soil moisture do not significantly limit the growth, the crop growth is principally determined by the magnitude of the input.

In comparison with the above parameters, the average leaf inclination angle of the canopy (ALFBAR), the temperature coefficient of the respiration (Q10R) and the maximum tissue growth rate at 25 °C (MRGR25) were found to give very small influences on the growth at all. The parameters related to the leaf area growth, such as the specific leaf area (SPLA) and the partitioning ratio of the photosynthates to the leaves (PATRL), were found to give large influence on the initial growth, but to give only a very small or negative influence on the growth at later stages. The minor or the negative effect of the luxurious leaves growth at the later stages came from the facts that the mutual shading of the leaves for the radiation becomes very severe and that the leaves are the most energy consuming organ for the formation and also for the maintenance (cf. Chapter V).

The influence of the maintenance respiration rate (SMR25) and the air temperature conditions (TAMX and TAMN) was small at the initial stage of the crop growth, but became gradually larger with the progress of the growth.

## **Chapter VII. General discussion**

The studies, so far explained in each of the 6 chapters, were fully discussed. It may be concluded that it is possible to explain and predict, with acceptable errors, the crop growth at the vegetative stages from weather conditions, based on the model in which are integrated our present knowledge and experimental data on physiological, ecological and physical processes of crop growth, provided that the environmental conditions are moderate. In order to improve the present model, for the simulation of the dynamics of the weather and the crop growth relationships, to be applicable for the practical purposes of the growth and the yield prediction, with a satisfactory accuracy for wide ranges of environments including the stress conditions, the following five points are pointed out as important work to be made.

These are firstly, analyses and modelling of climatic adaptation phenomena of crop photosynthetic activities; secondly, measurements and analyses of dry matter budgets in crop growth at the reproductive stage; thirdly, analyses and modelling of crop leaf area growth in relation to the environments; fourthly, analyses and modelling of the partitioning processes of photosynthates in relation to the environments; and fifthly, the incorporation of soil water and nutrients factors to the crop growth model.

## 付、ヒマワリ個体群の生長モデル (SUNGRS) の プログラムと結果の出力図

```

***CONTINUOUS SYSTEM MODELING PROGRAM III VIM2 TRANSLATOR OUTPUT***

TITLE SIMULATION OF SUNFLOWER GROWTH SPARSE (1971)
FIXED NCALF, NCSUNA, NCBETA, I, K, J, M, NL, NCLAI, NX, JX
STORAGE ALFA(20), SINALF(20), CDSALF(20), SUNALT(20), CDSRT(20), PRORD(20)
STORAGE DK(20), DSCASR(20), DSCPAR(20), PSSULA(20), TDSRI(20)
STORAGE USCPAR(20), USCASR(20)
/ DIMENSION DRILS(20,20)
*
* *****
*
* MACRO FUNCTION FOR CALCULATING GROWTH, RESPIRATION AND RESERVE
* LEVEL OF EACH PLANT ORGAN
*
MACRO DW, AMDF, AMRVC, MRPR, GRPR, TDW, RSVLC=GROWTH(DWI, TPEFF, PATR, ...
CPHOTR, AMDFI, DEFLR, AMRVC, SMR25, GRPF, MRGR25, DIFRF)
* M-1. GROWTH
DW=INTGRL(DWI, GRR-CATBR-DEFLR+DIFRF)
* DW IS DRY WEIGHT OF ORGANIC TISSUE OF A PLANT ORGAN IN G/M**2 UNIT
GRR=RGR*DW
* GRR IS THE GROWTH RATE OF THE ORGAN IN G/M**2/DAY
RGR=RSFRV*PRGR
* RGR IS THE RELATIVE GROWTH RATE OF THE ORGAN IN 1/DAY
RSFRV=AFGEN(RFRVTB, RSVLC)
PRGR=MRGR25*TPEFF
* PRGR IS POSSIBLE RGR AT AMBIENT AIR TEMPERATURE
* M-2. DEFOLIATION
AMDF=INTGRL(AMDFI, DEFLR)
* AMDF IS AMOUNT OF DEFOLIATION OF A ORGAN IN G/M**2
* M-3. RESERVE LEVEL OF CARBOHYDRATES
AMRVC=INTGRL(AMRVC, INFLR-OTFLR)
* AMRVC IS THE AMOUNT OF RESERVE CARBOHYDRATES IN THE ORGAN IN G/M**2
INFLR=TRLR+CATBR
* INFLR IS THE INFLOW RATE OF CH2O INTO RESERVE POOL IN G/M**2/DAY
OTFLR=GRR+MRPR+GRPR
* OTFLR IS THE OUTFLOW OF CH2O FROM THE RESERVE POOL
TRLR=PATR*CPHOTR
* TRLR IS THE TRANSLOCATION RATE OF CH2O AND IS ASSUMED TO BE GIVEN
* BY THE PRODUCT OF PARTITIONING RATIO OF CH2O (PATR) AND CANOPY PHOTO-
* SYNTHESIS RATE (CPHOTR)
CATBR=INSW(RSVLC, MRPR, 0.)
* CATBR IS CATABOLISM RATE OF PLANT TISSUE AND IS ASSUMED TO OCCUR
* ONLY WHEN RSVLC IS NEGATIVE WITH THE RATE EQUAL TO MAINTENANCE
* RESPIRATION RATE (MRPR)
TDW=AMRVC+DW
* TDW IS TOTAL DW OF THE ORGAN
PROCEDURE RSVLC=SUBRSV(TDW, AMRVC)
IF(TDW.LT.1.0E-4) GO TO 13
RSVLC=AMRVC/TDW*100.0
* RSVLC IS RESERVE LEVEL OF CARBOHYDRATES IN PER CENT
GO TO 14
13 RSVLC=0.0
14 CONTINUE
ENDPROC
* M-4. RESPIRATION
MRPR=SMR25*TPEFF*DW
* MRPR IS MAINTENANCE RESPIRATION RATE OF THE ORGAN IN GCH2O/M**2/DAY
GRPR=GRPF*GRR
* GRPR IS GROWTH RESPIRATION RATE AND IS PROPORTIONAL TO GROWTH RATE
ENDMACRO
*
* INITIAL
*
* INITIAL SECTION OF THE MODEL

```

```

START=TIME
*
* *****
*
* INITIAL SECTION I GROWTH AND RESPIRATION
*
INCON DWLI=1.75,DWSI=1.07,DWRI=0.34,DWPI=0.0
* THE INITIAL DRY WEIGHT OF EACH ORGAN (G/M**2)
  TMRI=0.1*(DWLI+DWSI+DWRI)
  TGRI=0.35*(DWLI+DWSI+DWRI)
* THE ABOVE ARE INITIAL VALUES OF TOTAL MAINTENANCE AND GROWTH
* RESPIRATIONS (G/M**2)
  AMRVLI=0.05*DWLI/0.95
  AMRVSI=0.05*DWSI/0.95
  AMRVRI=0.05*DWRI/0.95
  AMRVPI=0.0
* THE ABOVE ARE INITIAL AMOUNT OF RESERVE CARBOHYDRATES OF EACH
* ORGAN (GCH2O/M**2)
INCON AMDFLI=0.,AMDFSI=0.,AMDFRI=0.,AMDFPI=0.
* THE INITIAL AMOUNT OF DEFOLIATION OF EACH ORGAN (G/M**2)
*
* *****
*
* INITIAL SECTION II CROP MICROCLIMATE AND CANOPY PHOTOSYNTHESIS
*
CONST PAI=3.14156
COVDR=PAI/180.0
PARAM NCALF=16
* NUMBER OF CLASS OF LEAF INCLINATION ANGLE
PARAM NCSUNA=19
* NUMBER OF CLASS OF SUNALTITUDE
PARAM NCBETA=13
* NUMBER OF CLASS OF LEAF AZIMUTH ANGLE
  DELALF=PAI/2.0/FLCAT(NCALF-1)
  DELBTA=PAI/FLCAT(NCBETA-1)
  DELSLA=PAI/2.0/FLCAT(NCSUNA-1)
* THE ABOVE ARE STEP WIDTHS OF LEAF INCLINATION ANGLE, LEAF AZIMUTH
* ANGLE AND SUN ALTITUDE (RADIAN), RESPECTIVELY
NCSORT
  DO 50 I=1,NCALF
    ALFA(I)=DELALF*FLOAT(I-1)
* LEAF INCLINATION ANGLE OF CLASS I (RADIAN)
    SINALF(I)=SIN(ALFA(I))
    COSALF(I)=COS(ALFA(I))
    IF(I.EQ.1) SINALF(I)=1.0E-7
    IF(I.EQ.NCALF) COSALF(I)=1.0E-7
  50 CONTINUE
  DO 70 K=1,NCSUNA
    SUNALT(K)=DELSUA*FLOAT(K-1)
* SUNALTITUDE FOR CALCULATING RADIATION EXTINCTION COEFFICIENTS
  70 CONTINUE
  DO 60 M=1,NCBETA
    BETA=DELBTA*FLOAT(M-1)
    COSBT(M)=COS(BETA)
* BETA IS LEAF AZIMUTH ANGLE (RADIAN)
  60 CONTINUE
*
DYNAMIC
* DYNAMIC SECTION OF THE MODEL
* *****
*
* CHAPTER I GROWTH, RESPIRATION AND RESERVE LEVEL OF EACH ORGAN
*
* *****
*
  DWL,AMDFL,AMRVL,MRPRL,GRPRL,TDWL,RSVLL=GROWTH(DWLI,IPEFF,...
  PATRL,CPHOTR,AMDFLI,DEFLRL,AMRVLI,SMR25L,GPPL,MRGR25,DIFFRL)
* CALLING MACRO 'GROWTH' TO CALCULATE DRY WEIGHT, AMOUNT OF DEFOLIATION,
* RESERVE LEVEL OF CH2O, MAINTENANCE RESPIRATION RATE, GROWTH RESPIRATION

```



```

* RATE AND TOTAL DRY WEIGHT OF LEAVES
FUNCTION RFRVTB=(-10.0,0.0),(2.0,0.0),(10.0,1.0),(200.0,1.0)
* RESTRICTION FACTOR DUE TO SHORTAGE OF RESERVE LEVEL OF CARBOHYDRATE
* (RSVL), DATA QUOTED FROM MOLDAU AND KAROLIN (1977)
PARAM MRGR25=0.3
* MRGR25 IS MAXIMUM RELATIVE GROWTH RATE AT AIR TEMP. 25 CENTIGRADE.
DWS,AMDFS,AMRVS,MRPRS,GRPRS,TDWS,RSVLS=GROWTH(DWSI,TPEFF,...)
PATRS,CPHOTR,AMDFSI,DEFLRS,AMRVS,SMR25S,GRPPFS,MRGR25,DIFRFS)
* CALLING MACRO 'GROWTH' TO CALCULATE RESPECTIVE QUANTITIES OF STEMS.
DWR,AMDFR,AMRVR,MRPRR,GRPRR,TDWR,RSVLR=GROWTH(DWRI,TPEFF,...)
PATRR,CPHOTR,AMDFRI,DEFLRR,AMRVR,SMR25R,GRPPFR,MRGR25,DIFRRF)
* CALLING MACRO 'GROWTH' FOR ROOTS GROWTH
DWP,AMDFP,AMRVP,MRPRP,GRPRP,TDWP,RSVLP=GROWTH(DWPI,TPEFF,...)
PATRP,CPHOTR,AMDFPI,DEFLPP,AMRVP,SMR25P,GRPPFP,MRGR25,DIFRFP)
* CALLING MACRO 'GROWTH' TO CALCULATE THE GROWTH OF REPRODUCTIVES
TDWPLT=TDWS+TDWL+TDWR+TDWP
* TDWPLT IS TOTAL DRY WEIGHT OF PLANT (G/**2)
TDMPL=TDWL+AMDFL
TDMPS=TDWS+AMDFS
TDMPR=TDWR+AMDFR
TDMPP=TDWP+AMDFP
* THE ABOVE ARE TOTAL DRY MATTER PRODUCTION OF EACH ORGAN (G/M**2)
TDMPLT=TDMPL+TDMPS+TDMPR+TDMPP
TDEFL=AMDFL+AMDFS+AMDFR+AMDFP
* THE ACCUMULATED TOTAL DEFOLIATION OF PLANT (G/M**2)
TMRPLT=INTGRL(TMRI,MRPRL+MRPRS+MRPPR+MRPRP)
* THE ACCUMULATED TOTAL MAINTENANCE RESPIRATION OF PLANT (G/M**2)
TGRPLT=INTGRL(TGRI,GRPRL+GRPRS+GRPPR+GRPPP)
* ACCUMULATED TOTAL GROWTH RESPIRATION OF PLANT (G/M**2)
GSPPLT=TDMPLT+TMRPLT+TGRPLT
* THE ACCUMULATED GROSS PRODUCTION OF PLANT (G/M**2)
RSLPLT=(AMRVL+AMRVS+AMRVR+AMRVP)/TDWPLT*100.0
* THE AVERAGE RESERVE LEVEL OF PLANT ( PERCENT)
TPEFF=G10R*((TA0-25.0)/10.0)
* TEMPERATURE EFFECT ON GROWTH RATE AND RESPIRATION RATE
PARAM Q10R=1.82
PATRL=AFGEN(PTRLTB,DVSPL)
PATRR=AFGEN(PTRRTB,DVSPL)
PATRP=AFGEN(PTRPTB,DVSPL)
PATRS=1.0-PATRL-PATRR-PATRP
* PARTITIONING RATIO OF GROSS PHOTOSYNTHETES TO EACH ORGAN
FUNCTION PTRLTB=(0.0,0.6),(0.2,0.6),(0.3,0.57),(0.4,0.53),(0.5,0.50),...
(0.6,0.45),(0.7,0.43),(0.8,0.38),(0.9,0.33),(1.0,0.30),...
(1.1,0.27),(1.2,0.24),(1.3,0.22),(1.4,0.2),(2.0,0.2)
FUNCTION PTRRTB=(0.0,0.13),(0.2,0.13),(0.4,0.13),(0.6,0.12),...
(0.8,0.11),(1.0,0.08),(1.1,0.07),(1.2,0.03),(1.4,0.03),(2.0,0.03)
FUNCTION PTRPTB=(0.0,0.0),(0.75,0.0),(0.8,0.05),(1.0,0.14),(1.1,0.24),...
(1.2,0.5),(1.3,0.6),(1.4,0.6),(2.0,0.6)
* PARTITIONING RATIO IS GIVEN BY TABLE FUNCTION WITH RESPECT TO PLANT
* DEVELOPMENTAL STAGE (DVSPL)
DVSPL=INTGRL(DVSPLI,DVR)
INCON DVSPLI=0.26
* DVSPL IS ONE AT FLOWERLING
DVR=AMAX1(0.0,TA0-TTEMP)/EFGDGF
* DVR IS PLANT DEVELOPMENTAL RATE AND IS GIVEN BY AS A FUNCTION OF
* EFFECTIVE AIR TEMPERATURE
PARAM TTEMP=5.0,EFGDGF=1300.0
* TTEMP IS THRESHOLD TEMPERATURE, EFGDGF IS EFFECTIVE DEGREE DAYS
* FOR FLOWERING
DIFRFL=0.0
DIFRFS=0.0
DIFRRF=0.0
DIFRFP=1.0/DELT*PULSF1
PULSF1=NDR(DVSPL-0.75,0.75-DVSPL-DVR*DELT)
DEFLRL=RDIFRL*DWL
* DEFOLIATION RATE OF LEAVES IN G/M**2/DAY
RDIFRL=AFGEN(RDIFRTB,LAI)
FUNCTION RDIFRTB=(0.0,0.0),(10.0,3.6E-2)
* RELATIVE DEFOLIATION RATE OF LEAVES (RDIFRL IN 1/DAY) IS GIVEN BY AS
* A FUNCTION OF LAI
DEFLRS=PROPFDD*DEFLRL

```

```

* DEFOLIATION RATE OF STEMS (PETICLES) IS PROPORTIONAL TO LEAF DEFOLIATION
PARAM PROPPD=0.25
  DEFLRR=0.0
  DEFLRP=0.0
* NO DEFOLIATION IS ASSUMED FOR ROOTS AND REPRODUCTIVE ORGANS
PARAM SMR25L=0.048,SMR25S=0.0075,SMR25R=0.010,SMR25P=0.023
* THE SPECIFIC MAINTENANCE RESPIRATION RATE OF EACH ORGAN ( 1/DAY)
  GRPFL=(1.0-PVLF)/PVLF
  GRPFS=(1.0-PVST)/PVST
  GRPFR=(1.0-PVRT)/PVRT
  GRPPR=(1.0-PVRP)/PVRP
* THE ABOVE ARE GROWTH RESPIRATION FACTORS OF LEAVES, STEMS AND
* PETICLES, ROOTS AND REPRODUCTIVE ORGANS IN GCH2C/GDW, RESPECTIVELY
PARAM PVLF=0.69,PVST=0.84,PVRT=0.81,PVRP=0.81
* THE ABOVE ARE PRODUCTION VALUES OF EACH ORGAN ADJUSTED BY
* THEORETICAL VALUES OF PENNING DE FRIES (1972) IN GDW/GCH2C
  LAI=SPLA*DWL
* LEAF AREA INDEX IS CALCULATE BY MULTIPLYING DWL WITH SPECIFIC LEAF
* AREA SPLA IN M**2/G
  SPLA=AFGEN(SPLTB,DAY)
FUNCTION SPLTB=(0.,0.031),(19.,0.032),(31.,0.036),(39.,0.026),...
  (46.,0.027),(53.,0.026),(60.,0.024),(67.,0.024),(74.,0.021),...
  (81.,0.021),(150.,0.02)

```

```

*****
*
*
* CHAPTER II CROP MICROCLIMATE AND CANOPY PHOTOSYNTHESIS
*
*
*****

```

```

*
* *****
*
* II-1. CANOPY STRUCTURE AND RADIATION EXTINCTION COEFFICIENTS
*

```

```

  NL=IFIX(NLFL)
* NL IS NUMBER OF CANOPY LAYER
  NLFL=AFGEN(NLFL,LAI)
* REAL NUMBER OF NL (NLFL) IS GIVEN BY A FUNCTION OF LAI
FUNCTION NLFLTB=(0.,4.0),(1.0,6.0),(2.0,10.),(4.,16.),(10.,20.0)
  DELTF=LAI/FLOAT(NL-1)
* DELTF IS LEAF AREA INDEX OF EACH LEAF LAYER
  FLUGCT=IMPULS(START,FLGINT)
* FLUGCT IS A PULSE TO CHANGE CANOPY STRUCTURE
PARAM FLGINT=10.0
  ALFBAR=AFGEN(ALFBTB,TIME)
* ALFBAR IS AVERAGE LEAF INCLINATION ANGLE OF CANOPY (DEGREE)
PARAM SDALF=19.0
* STANDARD DEVIATION OF LEAF INCLINATION ANGLE DISTRIBUTION (DEGREE)
FUNCTION ALFBTB=(0.,20.0),(38.,27.8),(48.,29.5),(60.,37.4),...
  (69.,47.6),(120.,50.)
PROCEDURE PROBD,ETSR=CONST(FLUGCT,NL,DETF,ALFBAR,SDALF)
* PROBABILITY DENSITY FUNCTION OF LEAF INCLINATION ANGLE (PROBD)
* AND EXTINCTION COEFFICIENT TO SCATTERED RADIATION (ETSR) IS HERE
* CALCULATED
  IF(FLUGCT.LT.0.1) GO TO 20
  RALBAR=ALFBAR/90.0
  RSDALF=SDALF/90.0
  QX=(RALBAR-RALBAR**2-RSDALF**2)
  LAMDA=RALBAR/RSDALF**2*QX
  XI=1.0/RSDALF**2*QX*(1.0-RALBAR)
  SUMX=0.0
  DO 30 I=1,NCALF
    Y=2.0*ALFA(I)/PAI
    IF(I.EQ.1) GO TO 31
    IF(I.EQ.NCALF) GO TO 31
    PROBD(I)=Y**3*(LAMDA-1.0)*(1.0-Y)**(XI-1.0)
    SUMX=SUMX+PROBD(I)
  GO TO 30
31 PROBD(I)=0.0

```

```

30 CONTINUE
  BETAF=SUMX*DELALF
  DO 40 I=1,NCALF
    PROBD(I)=PROBD(I)/BETAF
  * PROBABILITY DENSITY FUNCTION OF LEAF INCLINATION ANGLE DISTRIBUTION
  40 CONTINUE
  *
  * CALCULATION OF EXTINCTION COEFFICIENTS FOR DIRECT AND DIFFUSE SHORT
  * WAVE RADIATION IN CANOPY
  PARAM NCLAI=4,DELLAI=1.0
  * PLANT CANOPY OF LAJ=4.0 IS USED FOR CALCULATING DIFFUSE EXT.COEFF.
  DO 75 K=1,NCSUNA
    IF(K.EQ.1) GO TO 71
    IF(K.EQ.NCSUNA) GO TO 72
    TANSA=SIN(SUNALT(K))/COS(SUNALT(K))
    GO TO 73
  71 TANSA=1.0E-2
    GO TO 73
  72 TANSA=1.0E2
  73 SUM1=0.0
    SUM2=0.0
    DO 80 I=1,NCALF
      S1=0.0
      S2=0.0
      DO 90 M=1,NCBETA
        DKB=ABS(COSALF(I)+SINALF(I)/TANSA*COSBT(M))
        IF(M.EQ.1) GO TO 91
        IF(M.EQ.NCBETA) GO TO 91
        S1=S1+2.0*DKB
        GO TO 90
      91 S2=S2+DKB
    90 CONTINUE
    DKALF=1.0/PAI*PROBD(I)*(S1+S2)*DELPTA*0.5
    IF(I.EQ.1) GO TO 81
    IF(I.EQ.NCALF) GO TO 81
    SUM1=SUM1+2.0*DKALF
    GO TO 80
  81 SUM2=SUM2+2.0*DKALF
  80 CONTINUE
  DK(K)=(SUM1+SUM2)*DELALF*0.5
  * DK(K) IS EXTINCTION COEFFICIENT FOR DIRECT RADIATION, CORRESPONDING
  * TO K-TH SUN ALTITUDE CLASS.
  75 CONTINUE
  SUMEXS=0.0
  DO 100 NX=1,NCLAI
    FX=DELLAI*FLCAT(NX)
    S1=0.0
    S2=0.0
    DO 110 K=1,NCSUNA
      RISFK=EXP(-DK(K)*FX)*SIN(2.0*SUNALT(K))
      IF(K.EQ.1) GO TO 111
      IF(K.EQ.NCSUNA) GO TO 111
      S1=S1+2.0*RISFK
      GO TO 110
    111 S2=S2+RISFK
  110 CONTINUE
  RIS=(S1+S2)*DELSUA*0.5
  SUMEXS=SUMEXS+ALOG(RIS)/FX
  100 CONTINUE
  ETSR=SUMEXS/FLGAT(NCLAI)
  * EXTINCTION COEFFICIENT FOR DIFFUSE SKY RADIATION
  20 CONTINUE
ENDPRO
  *
  * *****
  * II-2. RADIATION FLUX DENSITY IN CANOPY
  *
  * RADIATION FLUX DENSITY DISTRIBUTION IN CANOPY IS CALCULATED HERE
  *
  * PROCEDURE ETDR,DISRC,OSCPAR,USCPAR,PSSULA,OSCASR,USCASR=RDFLX(ITSRID,...

```

```

DSCSRQ=CUSUNA*COALF*SINALF*COGBT*ETSR*PROBD*NL*DELTF)
* CALCULATION OF VERTICAL PROFILE OF RADIATION FLUX DENSITY IN CANOPY
* CGS UNIT IS USED HERE
PARAM SCOFSSR=0.25
* SCATTERING COEFFICIENT FOR DIRECT AND DIFFUSE RADIATION OF CANOPY
PARAM SCOFPR=0.1
* SCATTERING COEFFICIENT FOR PAR
PARAM REFS=0.1
* REFLECTIVITY OF SOIL
PARAM REFSR=0.05
* REFLECTIVITY OF SOIL TO PAR
IF(TCSRIO.LT.1.0E-7) GO TO 501
IF(CUSUNA.LT.1.0E-4) GO TO 121
IF(CUSUNA.GT.PAI/2.0-1.0E-4) GO TO 122
TANCSA=SIN(CLSUNA)/COS(CUSUNA)
GO TO 123
121 TANCSA=1.0E-3
GO TO 123
122 TANCSA=1.0E3
123 S1=0.0
S2=0.0
DO 130 I=1,NCALF
SX1=0.0
SX2=0.0
DO 140 M=1,NCBETA
DRILS(I,M)=ABS(COALF(I)+SINALF(I)/TANCSA*COGBT(M))
* DIRECT RADIATION FLUX DENSITY ON A LEAF WHOSE INCLINATION ANGLE IS
* CLASS I AND AZIMAS ANGLE RELATIVE TO SUN IS CLASS M
IF(M.EQ.1) GO TO 141
IF(M.EQ.NCBETA) GO TO 141
SX1=SX1+2.0*DRILS(I,M)
GO TO 140
141 SX2=SX2+DRILS(I,M)
140 CONTINUE
AVDRI=1.0/PAI*PROBD(I)*(SX1+SX2)*0.5*DELTA
IF(I.EQ.1) GO TO 131
IF(I.EQ.NCALF) GO TO 131
S1=S1+2.0*AVDRI
GO TO 130
131 S2=S2+AVDRI
130 CONTINUE
ETDR=(S1+S2)*DELALF*0.5
* EXTINCTION COEFFICIENT FOR DIRECT RADIATION AT CURRENT SUN ALTITUDE
DISRO=TCSRIO-DSCSRQ
* DIRECT SHORTWAVE RADIATION FLUX INTENSITY ABOVE CANOPY IN
* CAL/CM**2/SEC
QS=(1.0-SCOFSSR)*ETSR
QP=(1.0-SCOFPR)*ETSR
IF(ABS(QS-ETDR).LT.1.0E-3) QS=ETDR-1.0E-3
AS=SCOFSSR*ETDR*DISRO/(QS-ETDR)
BS=SCOFSSR*((QS-ETDR)*DSCSRQ-SCOFSSR*ETDR*DISRO)/...
(2.0*(QS-ETDR)*(1.0-SCOFSSR))
CS=SCOFSSR*ETDR*DISRO*(ETSR-ETDR)/(QS**2-ETDR**2)
DSCPAQ=DSCSRQ*FPASSR
DIPAC=DISRO*FPADSR
IF(ABS(QP-ETDR).LT.1.0E-3) QP=ETDR-1.0E-3
AP=SCOFPR*ETDR*DIPAC/(QP-ETDR)
BP=SCOFPR*((QP-ETDR)*DSCPAQ-SCOFPR*ETDR*DIPAC)/...
(2.0*(QP-ETDR)*(1.0-SCOFPR))
CP=SCOFPR*ETDR*DIPAC*(ETSR-ETDR)/(QP**2-ETDR**2)
DO 150 J=1,NL
DCLAI=DELTF*FLOAT(J-1)
DKF=DCLAI*ETDR
IF(DKF.GT.1.0E2) DKF=1.0E2
PSSULA(J)=EXP(-DKF)
* PERCENT SUNLIT LEA AREA INDEX AT LAYER J
EXPS=EXP(-QS*DCLAI)
EXPP=EXP(-QP*DCLAI)
DSCASR(J)=DSCSRQ*EXPS+AS*(PSSULA(J)-EXPS)
* DOWNWARD SCATTERED SHORTWAVE RADIATION FLUX AT LAYER J
DSCPAR(J)=DSCPAQ*EXPP+AP*(PSSULA(J)-EXPP)

```

```

*   DOWNWARD SCATTERED PAR FLUX IN CANOPY LAYER J
TDSRI(J)=DISRC*PSSULA(J)+DSCASR(J)
*   TOTAL DOWNWARD SHORTWAVE RADIATION FLUX DENSITY AT LAYER J
150 CONTINUE
USSRC=REFS*(DISRC*PSSULA(NL)+DSCASR(NL))
USPAC=REFSPR*(DIPAO*PSSULA(NL)+DSCPAR(NL))
EXSS=EXP(-QS*LAI)
EXSP=EXP(-QP*LAI)
DO 160 J=1,NL
DCLAI=DELTF*FLOAT(J-1)
EXPS=EXP(QS*DCLAI)
EXPP=EXP(QP*DCLAI)
USCASR(J)=USSRC*EXSS*EXPS+BS*(1.0/EXPS-EXSS**2*EXPS)...
+CS*(PSSULA(J)-EXSS*PSSULA(NL)*EXPS)
*   UPWARD SCATTERED PAR FLUX DENSITY AT LAYER J
USCPAR(J)=USPAC*EXSP*EXPP+BP*(1.0/EXPP-EXSP**2*EXPP)...
+CP*(PSSULA(J)-EXSP*PSSULA(NL)*EXPP)
*   UPWARD SCATTERED SHORTWAVE FLUX AT LAYER J
160 CONTINUE
GO TO 502
501 DO 170 I=1,NCALF
DO 180 M=1,NCBETA
DRILS(I,M)=C.C
180 CONTINUE
170 CONTINUE
DO 190 J=1,NL
PSSULA(J)=0.0
TDSRI(J)=0.0
DSCASR(J)=0.0
DSCPAR(J)=0.0
USCASR(J)=0.0
USCPAR(J)=0.0
190 CONTINUE
DISRC=0.0
CLSUMA=0.0
ETDR=1.0E3
502 CONTINUE
ENDPRO
*
*   *****
*   II-3. AVERAGE CANOPY TEMPERATURE
*
*   AVERAGE TEMPERATURE OF CANOPY IS CALCULATED HERE
*
PROCEDURE AVTL=SBTL(LAI,TOSPID,TAG,VDO,UD)
*   FORTRAN SUBROUTINE FOR CALCULATING CANOPY AVERAGE TEMPERATURE
FUNCTION TLTB0*0.0=(0.0,-0.3)*(10.0,-2.4)*(20.0,-4.1)*(30.0,-5.0)*(40.0,-5.0)
FUNCTION TLTB0*3.33E-3=(0.0,1.0)*(10.0,-1.0)*(20.0,-3.5)*(40.0,-8.0)
FUNCTION TLTB0*1.0E-2=(0.0,4.0)*(20.0,-1.3)*(40.0,-6.3)
FUNCTION TLTB0*1.67E-2=(0.0,6.2)*(20.0,1.3)*(40.0,-2.8)
FUNCTION TLTB0*2.33E-2=(0.0,8.2)*(20.0,4.0)*(40.0,0.5)
FUNCTION TLTB0*3.0E-2=(0.0,10.0)*(20.0,6.7)*(40.0,3.6)
*   THE ABOVE TABLES ARE LEAF-AIR TEMP. DIFFERENCE AS A FUNCTION OF
*   RADIATION AND VAPOUR PRESSURE DEFICIT FOR LAI=0.5
FUNCTION TLTB1*0.0=(0.0,-0.2)*(10.0,-1.3)*(20.0,-2.8)*(40.0,-4.9)
FUNCTION TLTB1*3.33E-3=(0.0,1.2)*(10.0,-0.8)*(20.0,-2.5)*(40.0,-5.3)
FUNCTION TLTB1*1.0E-2=(0.0,2.9)*(10.0,0.2)*(20.0,-2.0)*(40.0,-5.1)
FUNCTION TLTB1*1.67E-2=(0.0,4.0)*(10.0,1.3)*(20.0,0.3)*(40.0,-3.2)
FUNCTION TLTB1*2.33E-2=(0.0,5.5)*(10.0,3.5)*(20.0,1.9)*(40.0,-0.5)
FUNCTION TLTB1*3.0E-2=(0.0,8.0)*(10.0,5.4)*(20.0,4.2)*(40.0,2.2)
*   THE ABOVE TABLES ARE FOR LEAF-AIR TEMPERATURE DIFFERENCE FOR LAI=2
FUNCTION TLTB2*0.0=(0.0,-0.1)*(10.0,-1.3)*(20.0,-2.5)*(40.0,-4.0)
FUNCTION TLTB2*3.33E-3=(0.0,1.0)*(10.0,-0.8)*(20.0,-2.3)*(40.0,-4.1)
FUNCTION TLTB2*1.0E-2=(0.0,2.0)*(10.0,0.0)*(20.0,-1.8)*(40.0,-4.3)
FUNCTION TLTB2*1.67E-2=(0.0,3.2)*(10.0,1.2)*(20.0,-0.5)*(40.0,-2.8)
FUNCTION TLTB2*2.33E-2=(0.0,4.3)*(10.0,2.5)*(20.0,1.1)*(40.0,-0.7)
FUNCTION TLTB2*3.0E-2=(0.0,5.5)*(10.0,3.9)*(20.0,2.9)*(40.0,1.3)
*   ABOVE TABLES ARE FOR LEAF-AIR TEMP. DIFFERENCE FOR LAI=4 CANOPY
FUNCTION TLTB3*0.0=(0.0,0.0)*(10.0,-1.2)*(20.0,-2.4)*(40.0,-3.9)
FUNCTION TLTB3*3.33E-3=(0.0,0.8)*(10.0,-1.0)*(20.0,-2.4)*(40.0,-3.8)
FUNCTION TLTB3*1.0E-2=(0.0,1.6)*(10.0,-0.3)*(20.0,-2.0)*(40.0,-4.0)

```

```

FUNCTION TLTB3*1.67E-2=(0.*2.5)*(10.*0.7)*(20.*-1.0)*(40.*-2.9)
FUNCTION TLTB3*2.33E-2=(0.*3.4)*(10.*1.6)*(20.*0.2)*(40.*-1.3)
FUNCTION TLTB3*3.0E-2=(0.*4.6)*(10.*2.8)*(20.*1.6)*(40.*0.3)
*   ABOVE TABLES ARE FOR LEAF-AIR TEMPERATURE DIFFERENCE FOR LAI=6.0
FUNCTION WTLTB=(0.*3.0)*(50.*1.4)*(100.*1.0)*(200.*0.71)*(400.*0.50)*...
      (600.*0.36)*(1000.*0.22)*(10000.*0.0)
      IF(LAI.LE.0.5) GO TO 310
      IF(LAI.GE.6.0) GO TO 311
      IF(LAI.LE.2.0) GO TO 313
      IF(LAI.LE.4.0) GO TO 314
      DTLX1=TWOVAR(TLTB2,VDC,TOSRIO)
      DTLX2=TWOVAR(TLTB3,VDC,TOSRIO)
*   DTLX1 IS LEAF-AIR TEMPERATURE DIFFERENCE AT LAI=4.0
*   DTLX2 IS THAT AT LAI=6.0
      DTLX=(LAI-4.0)/2.0*(DTLX2-DTLX1)+DTLX1
*   THE INTERPOLATED LEAF-AIR TEMPERATURE DIFFERENCE FOR LAI=4.0-6.0
      GO TO 320
310 DTLX=TWOVAR(TLTB0,VDC,TOSRIO)
*   LEAF-AIR TEMPERATURE DIFFERENCE FOR LAI LESS THAN 0.5
      GO TO 320
311 DTLX=TWOVAR(TLTB3,VDC,TOSRIO)
*   LEAF-AIR TEMPERATURE DIFFERENCE FOR LAI LARGER THAN 6.0
      GO TO 320
313 DTLX1=TWOVAR(TLTB0,VDC,TOSRIO)
      DTLX2=TWOVAR(TLTB1,VDC,TOSRIO)
      DTLX=(LAI-0.5)/1.5*(DTLX2-DTLX1)+DTLX1
*   LEAF-AIR TEMPERATURE DIFFERENCE FOR LAI=0.5-2.0
      GO TO 320
314 DTLX1=TWOVAR(TLTB1,VDC,TOSRIO)
      DTLX2=TWOVAR(TLTB2,VDC,TOSRIO)
      DTLX=(LAI-2.0)/2.0*(DTLX2-DTLX1)+DTLX1
*   LEAF-AIR TEMP. DIFFERENCE FOR LAI=2.0-4.0
320 EFWIND=AFGEN(WTLTB,UG)
      AVTL=DTLX*EFWIND+TAD
ENDPROC
*
*   *****
*
*   II=4. GROSS CANOPY PHOTOSYNTHESIS
*
*   GROSS CANOPY PHOTOSYNTHESIS IS CALCULATED HERE
*
      DAGPHT=INTGRL(0.,CPHOTR-DAGPHT*PULS/DELT)
*   DAGPHT IS DAILY GROSS CANOPY PHOTOSYNTHESIS AND CPHOTR IS RATE
*   OF GROSS CANOPY PHOTOSYNTHESIS (GCH2O/M**2/DAY)
      PULS=IMPULS(START,1.0)
*   PULS IS A PULSE TO RESET DAGPHT TO ZERO EVERY DAY
PROCEDURE CPHOTR=PHOTO(TOSRIO,ETSR,DSCPAR,USCPAR,PSSULA,DISRO,...
      PROBD,NL,DELTF,AG)
*   SUBROUTINE TO CALCULATE GROSS CANOPY PHOTOSYNTHESIS
*   CGS UNIT IS USED HERE
      IF(TOSRIO.LT.1.0E-5) GO TO 590
      PG1=C.0
      PG2=C.0
      DO 510 J=1,NL
        SCPARL=ETSR*(DSCPAR(J)+USCPAR(J))
*   SCATTERED PAR FLUX DENSITY ON LEAF SURFACE AT LAYER J (CAL/CM**2/S)
        PGSUA1=0.0
        PGSUA2=0.0
        DO 520 I=1,NCALF
          PGSUB1=0.0
          PGSUB2=0.0
          DO 530 M=1,NCBETA
            DIPARL=FPADSR*DISRO*DRILS(I,M)
*   DIRECT PAR FLUX DENSITY ON LEAF SURFACE WHOSE INCLINATION ANGLE
*   IS CLASS I AND AZIMUTH ANGLE CLASS M (CAL/CM**2/SEC)
            PGSUX1=B*(SCPARL+DIPARL)/(1.0+AG*(SCPARL+DIPARL))
*   GROSS PHOTOSYNTHETIC RATE PER UNIT LEAF AREA OF SUNLIT LEAF
            (GC02/CM**2/SEC)
            IF(M.EQ.1) GO TO 531
            IF(M.EQ.NCBETA) GO TO 531

```

```

PGSUB1=PGSUB1+2.0*PGSLX1
GO TO 530
531 PGSUB2=PGSUB2+PGSLX1
530 CONTINUE
PGSUNX=1.0/PAI*(PGSUB1+PGSUR2)*DELTA*0.5*PRORD(I)
* WEIGHTED AVERAGE OF GROSS PHOTOSYNTHESIS OF LEAVES WHOSE INCLI-
* NATION ANGLE CLASS IS I
IF(I.EQ.1) GO TO 521
IF(I.EQ.NCALF) GO TO 521
PGSUA1=PGSUA1+2.0*PGSUNX
GO TO 520
521 PGSUA2=PGSUA2+PGSUNX
520 CONTINUE
PGSUN=(PGSUA1+PGSUA2)*DELTA*0.5*PSSULA(J)
* GROSS PHOTOSYNTHESIS OF SUNLIT LEAVES AT LAYER J
PGSH=(B*SCPRL/(1.0+AG*SCPRL))*(1.0-PSSULA(J))
* GROSS PHOTOSYNTHESIS OF SHADED LEAVES AT LAYER J
IF(J.EQ.1) GO TO 511
IF(J.EQ.NL) GO TO 511
PG1=PG1+2.0*(PGSUN+PGSH)
GO TO 510
511 PG2=PG2+PGSUN+PGSH
510 CONTINUE
CPHOTR=30.0/44.0*(PG1+PG2)*0.5*DLTF*8.64E8
* GROSS CANOPY PHOTOSYNTHETIC RATE PER UNIT LAND AREA (GCH2C/M**2/
* DAY)
GO TO 591
590 CPHOTR=0.0
591 CONTINUE
ENDPROC
PARAM B=4.80E-5
* PARAMETER CHARACTERIZING PHOTOSYNTHESIS-LIGHT CURVE (GCO2/CAL)
AG=AFGEN(AGTB,AVTL)
* ANOTHER PARAMETER OF PHOTOSYNTHESIS-LIGHT CURVE (CM**2.SEC/CAL)
* AS A FUNCTION OF AVERAGE TL
FUNCTION AGTB=(0.,10.0E3),(10.,9.5E2),(15.,4.83E2),(20.,3.12E2),...
(25.,2.71E2),(30.,2.44E2),(35.,2.79E2),(40.,3.19E2)
*
*****
*
* CHAPTER III WEATHER, GEOMETRICAL ASTRONOMICAL CONDITIONS
*
*****
*
* *****
*
* III-1. AIR TEMPERATURE CONDITIONS
*
* DIURNAL COURSE OF AIR TEMPERATURE IS GIVEN HERE
DAY=AIN(TIME)
DAY IS DAYS FROM SOWING
HOUR=(TIME-DAY)*24.0
THOUR=INSW(HOUR-TSRIS,24.0-TSRIS+HOUR,HOUR-TSRIS)
* THOUR IS HOUR DEFINED TO ACCOUNT FOR DIURNAL TEMPERATURE VARIATION
TDAY=INSW(HOUR-TSRIS,DAY-1.0,DAY)
* TDAY IS A DAY ACCOUNTING FOR TEMPERATURE CYCLE
TSRIS=AFGEN(TSRTB,DAY)
* TSRIS IS TIME OF SUNRISE IN CURRENT DAY
TSSET=AFGEN(TSSTB,DAY)
TAMX=AFGEN(TAPXTB,TDAY)
* TAMX IS MAXIMUM AIR TEMPERATURE OF CURRENT TDAY
TAMN=AFGEN(TAMNTB,TDAY)
* TAMN IS MINIMUM AIR TEMPERATURE OF CURRENT TDAY
TAMNX=AFGEN(TAMNTB,TDAY+1.0)
* TAMNX IS MINIMUM AIR TEMPERATURE OF NEXT TDAY
AVTAC=(TAMX+TAMN)/2.0
* AVTAC IS DAILY AVERAGE AIR TEMPERATURE (CENTIGRADE)
TAO=INSW(THOUR-PER11,SINC1,SINC2)

```

```

PERI1=TNOON+2.0-TSRIS
SINC1=(TAMX-TAMN)*(SIN(THOUR*PAI/(2.0*PERI1)))*2+TAMN...
+MF1*(TAMX-TAMN)*(SIN(THOUR*PAI/PERI1))*2
* AIR TEMPERATURE COURSE FROM MINIMUM TO MAXIMUM
SINC2=(TAMX-TAMNX)*(SIN((24.0-THOUR)*PAI/(2.0*PERI2)))*2...
+TAMNX+MF2*(TAMX-TAMNX)*(SIN((24.0-THOUR)*PAI/PERI2))*2
PERI2=24.0-PERI1
* ABOVE TEMPERATURE CURVES WERE QUOTED FROM WADA (1980)
PARAM MF1=0.0, MF2=-0.15
* MODIFICATION FACTORS FOR THE TEMPERATURE CURVES BY WADA (1980)
TNOON=0.5*(TSSET+TSRIS)
* TNOON IS TIME OF SOLAR NOON (HOUR)
*
* *****
*
* III-2. SOLAR RADIATION FLUX AND OTHER WEATHER CONDITIONS
*
* DIURNAL COURSE OF SOLAR RADIATION FLUX, DEWPOINT TEMPERATURE AND
* DAILY AVERAGE WIND SPEED IS GIVEN HERE
DAYSRI=AFGEN(DASRTB, DAY)
* DAYSRI IS DAILY SHORTWAVE RADIATION FLUX DENSITY (CAL/CM**2/DAY)
PROCEDURE TOSRIO, DSCSRO, CUSLNA=RAI(THOUR, DAY, TSSET, TSRIS, TNOON, DAYSRI)
* SUBROUTINE TO CALCULATE DIURNAL COURSE OF TOTAL SHORTWAVE RADI-
* ATION, SCATTERED SHORTWAVE RADIATION AND SUN ALTITUDE
IF(THOUR.GT.TSSET-TSRIS) GO TO 555
TCSRN=PAI*DAYSR1/(2.0*(TSSET-TSRIS)*3.6F3)
* TCSRN IS TOTAL SHORTWAVE RADIATION FLUX AT NOON (CAL/CM**2/SEC)
TCSRIO=TCSRN*SIN(PAI*THOUR/(TSSET-TSRIS))
* TCSRIO IS TOTAL SHORTWAVE RADIATION FLUX AT CURRENT TIME (C.G.S)
FSSRC=1.0-2.0E-4*DAYSR1-2.0E-6*DAYSR1**2
* FSSRC IS FRACTION OF SCATTERED RADIATION OF TOTAL SHORTWAVE RADI.
DSCSRO=TCSRIO*FSSRC
* DSCSRO IS DOWNWARD SCATTERED SHORTWAVE RADIATION ABOVE CANOPY
(CAL/CM**2/SEC)
SUNDL=AFGEN(SUNDTB, DAY)*COVDR
* SUNDL IS SUN DECLINATION (RADIAN)
TANGL=-(TNOON-HOUR)*15.0*COVDR
* TANGL IS TIME ANGLE (RADIAN)
SINLT=SIN(LAT*COVDR)
COSLT=COS(LAT*COVDR)
* LAT IS LATITUDE OF THE FIELD (DEGREE)
SINCSA=SINLT*SIN(SUNDL)+COSLT*COS(SUNDL)*COS(TANGL)
CULSNA=ASIN(SINCSA)
* CULSNA IS CURRENT SUN ALTITUDE (RADIAN)
IF(CULSNA.LE.C.0) CUSLNA=0.0
GO TO 556
555 TCSRIO=C.0
DSCSRO=C.0
CULSNA=C.0
556 CONTINUE
ENDPRG
PARAM FPADSR=0.47, FPASSR=0.55
* FPADSR IS FRACTION OF PAR TO DIRECT SHORTWAVE RADIATION AND FPASSR
* THAT TO SCATTERED RADIATION
PARAM LNT=139.7, LAT=35.6
* LNT IS LONGITUDE AND LAT IS LATITUDE (DEGREE)
UC=AFGEN(UOTB, DAY)
* UC IS WIND SPEED ABOVE CANOPY (CM/SEC)
SVPTA=A0+A1*TAO+A2*TAO**2+A3*TAO**3+A4*TAO**4
* SVPTA IS SATURATED WATER VAPOUR PRESSURE AT AIR TEMPERATURE (MB)
VP=AFGEN(VPTR, DAY)
* VP IS CURRENT VAPOUR PRESSURE (MB)
VDO=INSW(SVPTA-VP, 0.0, SVPTA-VP)
* VDO IS WATER VAPOUR PRESSURE DEFICIT (MB)
PARAM AC=6.1431147, A1=0.464249, A2=0.0134139, A3=2.09703E-4, A4=5.5163E-6
* THESE ARE CONSTANTS OF POLYNOMIAL EQUATION OF SATURATION WATER
* VAPOUR PRESSURE CURVE
* WEATHER DATA IN 1971 SUNFLOWER EXPERIMENT IN TOKYO
* DAY=C.0 IS TIME OF SOWING AND IS JUNE 4, 1971
FUNCTION DASRTB=(15., 416.3), (16., 63.4), (17., 86.9), (18., 173.3), ...
(19., 458.5), (20., 147.2), (21., 413.9), (22., 389.5), (23., 248.2), ...

```



```

(24.,353.0),(25.,196.6),(26.,291.9),(27.,125.6),(28.,59.3),...
(29.,73.9),(30.,323.1),(31.,443.8),(32.,402.6),(33.,239.9),...
(34.,503.3),(35.,273.6),(36.,305.0),(37.,458.6),(38.,352.8),...
(39.,284.7),(40.,330.4),(41.,324.9),(42.,398.2),(43.,308.2),...
(44.,358.8),(45.,446.2),(46.,488.9),(47.,332.8),(48.,162.4),...
(49.,347.6),(50.,409.9),(51.,262.9),(52.,73.2),(53.,289.),...
(54.,446.3),(55.,512.3),(56.,387.8),(57.,475.1),(58.,527.5),...
(59.,491.0),(60.,420.9),(61.,580.6),(62.,469.5),(63.,448.8),...
(64.,588.2),(65.,464.0),(66.,350.5),(67.,441.7),(68.,555.1),...
(69.,418.8),(70.,375.6),(71.,440.2),(72.,400.5),(73.,422.6),...
(74.,245.9),(75.,315.2),(76.,173.2),(77.,119.5),(78.,343.7),...
(79.,234.6),(80.,342.9),(81.,78.7),(82.,216.3),(83.,192.7),...
(84.,358.4),(85.,457.6),(86.,312.2),(87.,361.3),(88.,45.3)
* DAILY SHORTWAVE RADIATION AS A FUNCTION OF TIME IN DAYS
FUNCTION TAMXTB=(0.,24.8),(1.,24.7),(2.,20.3),(3.,24.7),(4.,26.0),...
(5.,27.8),(6.,24.1),(7.,28.9),(8.,23.1),(9.,21.7),(10.,22.8),...
(11.,26.0),(12.,20.9),(13.,26.8),(14.,26.8),(15.,24.9),...
(16.,20.2),(17.,19.5),(18.,21.9),(19.,28.9),(20.,25.3),...
(21.,28.3),(22.,30.7),(23.,27.1),(24.,32.0),(25.,24.7),...
(26.,24.9),(27.,28.8),(28.,20.4),(29.,25.0),(30.,30.4),...
(31.,32.3),(32.,31.6),(33.,29.1),(34.,33.0),(35.,31.8),...
(36.,30.3),(37.,32.7),(38.,31.3),(39.,28.5),(40.,30.5),...
(41.,30.6),(42.,32.2),(43.,30.6),(44.,27.7),(45.,28.2),...
(46.,28.2),(47.,28.1),(48.,27.2),(49.,30.4),(50.,30.3),...
(51.,30.0),(52.,25.2),(53.,28.7),(54.,31.7),(55.,31.1),...
(56.,31.8),(57.,32.5),(58.,33.1),(59.,33.1),(60.,31.7),...
(61.,32.0),(62.,30.7),(63.,31.4),(64.,33.1),(65.,34.0),...
(66.,31.9),(67.,33.3),(68.,33.2),(69.,32.8),(70.,33.8),...
(71.,32.3),(72.,31.4),(73.,31.9),(74.,26.5),(75.,24.9),...
(76.,26.4),(77.,23.6),(78.,29.9),(79.,29.1),(80.,32.4),...
(81.,26.6),(82.,27.4),(83.,27.5),(84.,31.3),(85.,33.4),...
(86.,31.5),(87.,31.4),(88.,24.3),(89.,27.3),(90.,19.3),...
(91.,18.1)
* DAILY MAXIMUM TEMPERATURE AS FUNCTION OF DAYS FROM SOWING (DEG.)
FUNCTION TAMNTB=(0.,18.0),(1.,16.7),(2.,15.6),(3.,15.4),(4.,17.7),...
(5.,19.6),(6.,18.6),(7.,21.1),(8.,17.5),(9.,17.0),(10.,16.2),...
(11.,18.7),(12.,19.1),(13.,17.0),(14.,20.7),(15.,19.3),...
(16.,17.0),(17.,15.8),(18.,17.2),(19.,20.0),(20.,22.0),...
(21.,21.2),(22.,22.3),(23.,22.7),(24.,24.5),(25.,19.7),...
(26.,19.2),(27.,18.8),(28.,19.0),(29.,19.4),(30.,24.8),...
(31.,23.3),(32.,24.5),(33.,24.2),(34.,23.4),(35.,24.8),...
(36.,23.7),(37.,24.6),(38.,23.8),(39.,22.6),(40.,22.6),...
(41.,23.9),(42.,22.1),(43.,21.2),(44.,20.0),(45.,18.8),...
(46.,19.9),(47.,21.4),(48.,22.2),(49.,22.9),(50.,24.1),...
(51.,23.6),(52.,22.6),(53.,23.8),(54.,23.0),(55.,25.1),...
(56.,25.0),(57.,24.4),(58.,24.8),(59.,25.4),(60.,26.2),...
(61.,26.2),(62.,26.9),(63.,26.4),(64.,25.9),(65.,24.4),...
(66.,24.0),(67.,24.6),(68.,24.5),(69.,25.1),(70.,24.7),...
(71.,24.9),(72.,23.3),(73.,23.7),(74.,22.4),(75.,20.5),...
(76.,19.5),(77.,19.4),(78.,20.4),(79.,23.0),(80.,23.6),...
(81.,22.6),(82.,22.2),(83.,21.7),(84.,22.4),(85.,24.4),...
(86.,23.8),(87.,21.8),(88.,20.3),(89.,19.6),(90.,17.2),...
(91.,16.0)
* DAILY MINIMUM TEMPERATURE AS FUNCTION OF DAYS FROM SOWING (DEG.)
FUNCTION UCTB=(15.,300.),(16.,300.),(17.,310.),(18.,250.),(19.,350.),...
(20.,320.),(21.,230.),(22.,380.),(23.,270.),(24.,200.),...
(25.,350.),(26.,300.),(27.,320.),(28.,310.),(29.,390.),...
(30.,190.),(31.,380.),(32.,550.),(33.,750.),(34.,730.),...
(35.,470.),(36.,240.),(37.,300.),(38.,300.),(39.,280.),...
(40.,270.),(41.,250.),(42.,210.),(43.,230.),(44.,280.),...
(45.,290.),(46.,320.),(47.,300.),(48.,220.),(49.,510.),...
(50.,780.),(51.,370.),(52.,210.),(53.,250.),(54.,440.),...
(55.,600.),(56.,410.),(57.,380.),(58.,290.),(59.,310.),...
(60.,600.),(61.,640.),(62.,900.),(63.,100.),(64.,740.),...
(65.,290.),(66.,300.),(67.,420.),(68.,580.),(69.,310.),...
(70.,250.),(71.,350.),(72.,360.),(73.,300.),(74.,370.),...
(75.,410.),(76.,390.),(77.,220.),(78.,220.),(79.,240.),...
(80.,410.),(81.,330.),(82.,380.),(83.,350.),(84.,310.),...
(85.,410.),(86.,320.),(87.,400.),(88.,630.)
* DAILY AVERAGE WIND SPEED AS A FUNCTION OF TIME (CM/SEC)
FUNCTION VPTB=(15.,15.9),(16.,15.5),(17.,17.1),(18.,17.8),(19.,19.6),...

```

```

(20.,19.8),(21.,20.1),(22.,19.5),(23.,21.3),(24.,23.1),...
(25.,19.6),(26.,16.2),(27.,17.3),(28.,18.5),(29.,24.4),...
(30.,27.5),(31.,28.2),(32.,26.9),(33.,27.5),(34.,26.2),...
(35.,27.3),(36.,26.4),(37.,26.7),(38.,24.5),(39.,23.2),...
(40.,24.8),(41.,25.4),(42.,26.2),(43.,25.4),(44.,23.2),...
(45.,21.7),(46.,20.5),(47.,22.0),(48.,24.3),(49.,24.5),...
(50.,25.4),(51.,24.8),(52.,26.4),(53.,23.9),(54.,25.7),...
(55.,27.3),(56.,28.0),(57.,26.9),(58.,27.7),(59.,28.0),...
(60.,28.7),(61.,28.9),(62.,29.0),(63.,27.6),(64.,26.9),...
(65.,26.8),(66.,24.9),(67.,27.6),(68.,24.9),(69.,27.0),...
(70.,25.1),(71.,22.8),(72.,25.7),(73.,26.5),(74.,19.8),...
(75.,15.5),(76.,17.7),(77.,18.7),(78.,22.0),(79.,26.1),...
(80.,26.9),(81.,25.7),(82.,24.2),(83.,23.6),(84.,25.3),...
(85.,27.5),(86.,27.5),(87.,25.9),(88.,25.6)
FUNCTION TSRTB=(0.,4.43),(10.,4.42),(20.,4.43),(30.,4.50),(40.,4.6),...
(50.,4.72),(60.,4.83),(70.,4.97),(80.,5.10),(90.,5.22),...
(100.,5.35),(110.,5.48)
*   TIME OF SUNRISE AS A FUNCTION OF DAYS FROM SOWING(HOURS)
FUNCTION TSSTB=(0.,16.88),(10.,16.98),(20.,19.02),(30.,19.0),...
(40.,18.97),(50.,18.87),(60.,18.73),(70.,18.55),(80.,18.35),...
(90.,18.12),(100.,17.88),(110.,18.63)
*   TIME OF SUNSET AS A FUNCTION OF DAYS FROM SOWING (HOURS)
FUNCTION SUNDTB=(0.,22.42),(10.,23.25),(20.,23.42),(30.,22.88),...
(40.,21.68),(50.,19.87),(60.,17.52),(70.,14.68),(80.,11.47),...
(90.,7.95),(100.,4.20),(110.,0.35)
*   SUN DECLINATION AS A FUNCTION OF DAYS FROM SOWING (DEGREE)
*
*   *****
*
*   OUTPUT AND RUN CONTROL SECTION OF THE MODEL
*
FINISH DVSPL=1.5
NCSORT
PRINT DAYSRI,AVTAC,UO,VDO,AVTL,DAGPHT,LAI,GSPPLT,TDMPLT,TDWPLT,...
TDEFL,TMRPLT,TGRPLT,RSLPLT,TDWL,TDWS,TDWR,TDWP,DWL,DWS,DWR,DWP,...
AMDFL,AMDFS,AMDFR,AMDFP,DVSPL,ETSR
OUTPUT DAYSRI,AVTAC,DAGPHT,LAI
OUTPUT GSPPLT,TDWPLT,TDEFL,TMRPLT,TGRPLT
PAGE GROUP
OUTPUT TDWL,TDWS,TDWR,TDWP
PAGE GROUP
TIMER FINTIM=81.0,PROEL=2.0,OUTDEL=1.0,DELT=0.05,TIME=20.0
METHOD RECT
END
TITLE SIMULATION OF SUNFLOWER GROWTH      DENSE (1971)
INCON DLAI=3.52,DWSI=2.31,DWRI=0.67,DWPI=0.0
FUNCTION SPLTB=(0.,0.03),(19.,0.032),(31.,0.035),(39.,0.029),...
(46.,0.031),(53.,0.029),(60.,0.027),(67.,0.026),(74.,0.022),...
(81.,0.023),(150.,0.021)
END
STOP

```

